

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

STRUCTURE DU PAYSAGE ET CONTRÔLE DES
PUCERONS DU MAÏS

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE

PAR
NATHALIE ROULLÉ

JANVIER 2015

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je remercie mon directeur, Éric Lucas, de m'avoir permis de réaliser ce doctorat. Je le remercie pour le climat de recherche et d'entraide qu'il a su créer au sein de son laboratoire, mais aussi pour avoir continué à m'encadrer malgré nos divergences de vues et de fonctionnement.

Je remercie Gérald Domon, mon co-directeur, de m'avoir fait découvrir sa vision du paysage et comment le chercheur peut contribuer à façonner les paysages de demain. Je le remercie également de m'avoir permis de travailler au sein de la stimulante équipe de recherche de la chaire en paysage et environnement de l'Université de Montréal. Enfin, comme tu aimes le dire Gérald, « dans un doctorat c'est sur soi qu'on apprend le plus! » Merci de m'avoir guidée durant ce processus humain.

Merci aux personnes des différents comités qui ont contribué par leurs questions et commentaires à faire avancer ce projet de recherche. Merci à Bernard Estevez qui est à l'origine de ce projet. Un merci tout spécial à Louise Brissette pour son précieux soutien dans le cadre de sa direction de programme des études du second cycle. Merci pour tes qualités humaines, Louise. Merci également à Pierre Drapeau pour sa contribution importante lors de la rédaction du deuxième chapitre de cette thèse et à Alain Leduc pour ces précieux commentaires sur l'ensemble du document.

Merci aux étudiants du laboratoire de lutte biologique de l'UQAM. Merci pour les bonnes discussions des réunions du vendredi, pour vos esprits critiques et pour votre bonne humeur. Merci particulièrement à Geneviève Labrie pour son soutien lors des remises en question. Merci à Louise pour ses très bons desserts. Merci à Claudio, Annabelle, Louise, Olivier et les autres pour leur amitié. Merci aussi à tous les étudiants qui ont travaillé avec moi, au milieu des champs de maïs ou au laboratoire : Karine Gauthier, Julie Bourgeault, Hugo Trottier, Noémie Charet-Bourdon, Olivier Castonguay, Daniel Balistic, Jennifer de Almeida, Simon Paradis et Maryse Desrochers. Merci pour votre bonne humeur et vos cours de québécois.

Merci à l'équipe de recherche de la chaire en paysage et environnement de l'Université de Montréal de m'avoir initiée aux enjeux sociaux du paysage. Merci à Julie Ruiz pour son expertise en écologie du paysage ainsi que la qualité de sa réflexion. Merci à Lyndsay pour son sourire, son énergie et surtout sa mémoire indéfectible pour se souvenir des anniversaires ! Merci à Nada pour son amitié, son rire, son soutien. Merci d'avoir été là jusqu'au bout, Nada ! Merci à tous pour les discussions, le soutien, les pauses partagées : Stéphane, Évelyne, Caroline J, Caroline G, Claude, Olivier, Anne, Sylvain...

Merci au Fond Québécois pour la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) pour le financement de cette thèse.

Merci à ma famille, mes parents, mes frères, ma sœur et tout spécialement à mes grands-parents. Merci aussi à Annie et Luc qui par vos paroles et votre engagement m'avez encouragée à aller jusqu'au bout.

Merci aux amis. Nadia, Marie et Damien, Myriam, Pierre, Serge, Richard et Danielle, Annie, Carole, Patricia, Tommy, Nawal, Isabelle, Gisèle, Rafik, Yollande, Marie... Un merci tout particulier au chœur Solis pour le plaisir, l'inspiration et la magie de la polyphonie.

Merci à Laïs pour sa frimousse de coquine, mais aussi pour son efficacité à me changer les idées et donc me faire prendre du recul ! Enfin merci à Daniel pour son esprit critique, ses relectures patientes, critiques et constructives. Merci d'avoir écouté mes idées quand elles sortaient « tout croche ». Et... merci pour tout le reste...

TABLES DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vii
LISTE DES TABLEAUX	xi
RÉSUMÉ	xiii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
ÉTAT DES CONNAISSANCES	3
CHAPITRE 1	
RELATIVE CONTRIBUTION OF CROP AND NONCROP HABITATS ON THE CORN APHID POPULATIONS IN AN AGRICULTURAL LANDSCAPE.	45
RÉSUMÉ	46
ABSTRACT	47
INTRODUCTION	48
METHODS	50
RESULTS	56
DISCUSSION	62
REFERENCES	67
CHAPITRE 2	
COMBINED EFFECT OF THE APHID ABUNDANCES AND THE LANDSCAPE STRUCTURE ON THE PREDATOR ABUNDANCES.	73
RÉSUMÉ	74
ABSTRACT	75
INTRODUCTION	76
METHODS	78
RESULTS	84
DISCUSSION	89
REFERENCES	95
CHAPITRE 3	
VARIATION INTRA-ANNUELLE DE L'EFFET DE LA STRUCTURE DU PAYSAGE SUR LE CONTRÔLE BIOLOGIQUE DES PUCERONS DU MAÏS.	103
RESUMÉ	104
ABSTRACT	105
INTRODUCTION	106

MÉTHODES	108
RÉSULTATS	114
DISCUSSION	124
RÉFÉRENCES	129
DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE	135
ANNEXE I	151
ANNEXE II	152
ANNEXE III	153
ANNEXE IV	154
ANNEXE V	155
ANNEXE VI	157
ANNEXE VII	159
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE	161

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
E.1 Évolution du nombre de publications portant sur l'effet de la structure du paysage agricole sur la répartition des arthropodes depuis 1995. Figure basée sur la compilation des articles parus dans 32 revues (voir Annexe I)...	7
E.2 Cycle holocyclique de puceron.....	16
E.3 Localisation de la partie agroforestière du bassin versant de l'Assomption (ligne noire), des districts écologiques (ligne blanche) et du site d'étude (45°95' N, 73°58' O). Les quatre districts écologiques du site d'étude sont : JAC : Monticule de Saint-Jacques, ESP : Plaine Saint-Esprit, JOL : Plaine de Joliette et ACH : Terrasse l'Achigan-Ouareau". Les cercles sont les zones d'échantillonnage de 2005 et les triangles, celles de 2006.....	40
1.1 Location of the agricultural part of the Assomption River watershed (black line), the ecological units (white line), and the study area (45°95' N, 73°58' O). The 4 ecological units of the study area were JAC: "Monticule de Saint Jacques"; ESP: "Plaine Saint Esprit"; JOL: "Plaine de Joliette"; and ACH: "Terrasse l'Achigan-Ouareau". The circles indicate the sampling areas surveyed in 2005 and the triangles indicate the sampling areas surveyed in 2006.....	51
1.2 Partitioning analyses showing the independent and joined effects (shown as percentage of the total explained variation, adjusted R ²) of the crop and noncrop variables for the abundance of the four aphid species. Only the variables selected by the forward selection were used in the variation partitioning. n.a.: The abundance of the corn leaf aphid was not analysed in 2005 because this species was only present in three fields.....	58
1.3 Abundance of the four aphid species in relation to the mean of the cornfield shapes in landscape sectors within a radius of 500 m in 2006. For each field, the aphid abundance of the 20 shoots was log10-transformed and summed across the season. Regression lines: p<0.05.....	60
1.4 Abundance of (a) the bird cherry-oat aphid and (b) the grain aphid in relation to the field border density in landscape sectors within a radius of 500 m in 2006. Abundance of (c) the rose-grain aphid and (d) the grain aphid in relation to the mean of the noncrop patch shapes in landscape sectors within a radius of 500 m in 2006. For each field, the aphid abundance of the 20 shoots was log10-transformed and summed across the season. Regression lines: p<0.05.....	61

2.1	Location of the agricultural portion of the Assomption River watershed (black line) and the ecological units (white line). The 4 ecological units of the study area are: JAC: "Monticule de Saint-Jacques"; ESP: "Plaine Saint Esprit"; JOL: "Plaine de Joliette"; and ACH: "Terrasse l'Achigan-Ouareau..	79
2.2	Mean abundances of aphids and aphidophagous predators in cornfields in 2005 and 2006 (solid line: 2005, dashed line: 2006).....	85
2.3	Partitioning analyses showing the independent and joined effects (shown as percentage of the total explained variation, adjusted R^2) of the aphid abundances and landscape variables for the abundance of the aphidophagous predators in cornfields. Only the variables selected by the forward selection were used in the variation partitioning.....	86
2.4	The relationship between the number of aphidophagous predators in the cornfields and the number of aphids in 2005 and 2006. The predator and aphid abundances were the sum of the abundances over the seven sampling dates. Dashed regression line: $p < 0.1$, solid line: $p < 0.05$	88
2.5	The relationship between the number of aphidophagous predator groups in cornfields and the corresponding landscape structure (selected landscape variables) in 2005 and 2006. The predator abundances were the sum of the abundances over the seven sampling dates. Regression line: $p < 0.05$	89
3.1	Localisation de la partie agroforestière du bassin versant de la rivière Assomption (ligne noire), des unités écologiques du CER (ligne blanche) et des zones d'échantillonnages. Les quatre unités écologiques du site d'étude sont : JAC: "les Monticules de Saint-Jacques", ESP: "la Plaine Saint-Esprit", JOL: "la Plaine de Joliette" et ACH: "la Terrasse l'Achigan-Ouareau". Les points sont les 17 zones d'échantillonnages de 2005 et les triangles, les 20 de 2006.....	109
3.2	Dynamique des moyennes (\pm erreurs types) par champ (a) des abundances des populations de pucerons (ligne pleine) et d'ennemis naturels (ligne pointillée), (b) du pourcentage de plants de maïs qu'ils occupent et (c) du ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 (en noir) et 2006 (en gris). Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abundances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abundances en pucerons sur 20 plants})$	116
3.3	Relation du ratio ennemis naturels/pucerons avec l'abondance en pucerons en 2005 (noir) et 2006 (gris). Droite de régression: $p < 0.05$. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abundances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abundances en pucerons sur 20 plants})$	117

3.4	Diagrammes de double projection des champs (lettres) et des 7 dates d'échantillonnage sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales sur les ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 et 2006. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit (1+ somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants)/(1+ somme des abondances en pucerons sur 20 plants).....	118
3.5	Analyses de partition de la variation des effets des zones cultivées (blanc), non cultivées (noir) et partagées entre ces deux types de zones (rayé) sur le ratio ennemis naturels/pucerons des champs aux six dates d'échantillonnage. Seules ont été incluses dans ces analyses les variables préalablement sélectionnées. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit (1+ somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants)/(1+ somme des abondances en pucerons sur 20 plants).....	119
3.6	Relation du ratio ennemis naturels/pucerons avec la surface en céréales, la taille des champs de maïs, la forme des zones non cultivées et la forme des champs de maïs dans les secteurs de 500 m de rayon en 2005 (noir) et 2006 (gris). Droite de régression : $p < 0.05$. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit (1+ somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants)/(1+ somme des abondances en pucerons sur 20 plants).....	121
D.1	Effet de la structure du paysage des secteurs de 500 m de rayon sur l'abondance en pucerons (Rp : R. padi, Md : M. dirhodum, Rm : R. maidis, Sa : S. avenae) et sur l'abondance en prédateurs (Cm : C. maculata, Ha : H. axyridis, Ceci : Cecidomyiidae, Neur : Neuroptera) en 2005 et 2006. Cette figure présente la synthèse des figures 1.2, 2.3 et 3.4.....	137
D.2	a. Paysage agricole avec des champs de maïs présentant peu de pucerons, beaucoup d'ennemis naturels et/ou un ratio ennemis naturels/pucerons élevé. b. Paysage agricole avec des champs de maïs présentant beaucoup de pucerons, peu d'ennemis naturels et/ou un faible ratio ennemis naturels/pucerons. Cette figure présente la synthèse des résultats des chapitres 1, 2 et 3.....	148

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
E.1	Effet de la présence d'habitats non cultivés sur la diversité des arthropodes (+ : effet positif, - : effet négatif, +/- : effet positif ou négatif selon l'étude)...	9
E.2	Effet de la présence d'habitats non cultivés sur l'abondance des arthropodes (+ : effet positif, - : effet négatif, +/- : effet positif ou négatif selon l'étude)...	10
E.3	Effet des différents types d'habitats non cultivés sur la diversité (div), l'abondance (abon) et la biomasse (biom) des arthropodes (+ : effet positif, - : effet négatif, +/- : effet positif ou négatif selon l'étude).....	11
E.4	Type de cycle de vie, hôtes primaires et secondaires des pucerons du maïs, <i>R. maidis</i> , <i>R. padi</i> , <i>M. dirhodum</i> et <i>S. avenae</i>	19
E.5	Traits biologiques des principaux ennemis naturels des pucerons au Québec.	27
E.6	Synthèse des connaissances sur l'effet de la structure du paysage sur les ravageurs, les ennemis naturels aériens ainsi que sur le contrôle des ravageurs. + : corrélation positive. - : corrélation négative. +/- : corrélation positive ou négative en fonction de l'étude. (1) ou (1/1) nombre d'études qui montrent la/les corrélation(s) indiquée(s). p.e : pas d'effet repertorié. * : Contrôle par les prédateurs et les parasitoïdes.....	37
E.7	Caractéristiques géomorphologiques et paysagères des quatre districts écologiques du site d'étude (adapté de Domon et al., 2005).....	41
1.1	Crop and noncrop variables (mean \pm standard deviation) used in the analyses of the abundance of the four corn aphid species in 2005 and 2006..	54
1.2	Crop and noncrop habitat classification according to the presence of winter (WH) and summer hosts (SH) of the four corn aphid species.....	55
1.3	Selected explanatory variables for each of the four aphid species in 2005 and 2006 (forward selection, p-value <0.05). n.s.: No selected variable. n.a.: The abundance of the corn leaf aphid was not analysed in 2005 because this species was only present in three fields.....	59
2.1	Mean and standard deviation of variables used in the multiple regression models of 2005 and 2006.....	80
2.2	Selected explanatory variables for each of the aphidophagous predators in 2005 and 2006 (forward selection, p-value <0.05). n.s.: No selected variable.....	86

3.1	Variables paysagères influençant le ratio ennemis naturels/pucerons à chacune des dates d'échantillonnage en 2005 et 2006. Ces variables ont été sélectionnées parmi les huit variables caractérisant les cultures et parmi les huit caractérisant les zones non cultivées (sélection progressive, $p < 0.05$). ES : erreur standard de la pente. CM : champs de maïs. ZNC : zones non cultivées. n.s. : aucune variable sélectionnée. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$	120
3.2	Coefficients de détermination (R^2) donnant une mesure du degré d'association entre les variables paysagères sélectionnées et le ratio ennemis naturels/pucerons à chacune des dates d'échantillonnage des deux années. Bois : Surface boisée, Fric : Surface en friches, Patu : Surface en pâturages, Tznc : Taille des zones non cultivées, Fznc : Forme des zones non cultivées, Céré : Surface en céréales, Tmai : Taille des champs de maïs, Fmai : Forme des champs de maïs. En gras : coefficients pour lesquels $p < 0.1$ (** : $p < 0.01$. * : $p < 0.05$. • : $p < 0.1$). Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$	122
D.1	Effets positifs et/ou négatifs de la structure du paysage sur l'abondance en pucerons (Md : <i>M. dirhodum</i> , Rp : <i>R. padi</i> , Rm : <i>R. maidis</i> , Sa : <i>S. avenae</i>), en prédateurs (Cm : <i>C. maculata</i> , Ha : <i>H. axyridis</i> , Ceci : <i>Cecidomyiidae</i> , Neur : <i>Neuroptera</i>) et sur le ratio ennemis naturels/pucerons (D : début, M : milieu et F : fin d'été) en 2005 (5) et 2006 (6). En gras : caractéristiques paysagères qui influencent significativement les pucerons, les ennemis naturels et/ou le ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 ou 2006. Ce tableau présente la synthèse des tableaux 1.3 et 3.1 et de la figure 2.5.....	140

RÉSUMÉ

L'utilisation de pesticides chimiques pour limiter les pertes de rendement dues aux insectes ravageurs a des impacts préoccupants sur la santé humaine, sur les espèces vivantes et sur l'environnement. Dans un contexte mondial où la demande en production agricole augmente en raison de la croissance de la population mondiale et du développement de la production des biocarburants, il est nécessaire de développer des solutions alternatives à la lutte chimique. Une des alternatives est d'aménager le paysage agricole de manière à le rendre défavorable aux ravageurs et/ou favorable aux ennemis naturels. L'objectif de cette thèse est ainsi de mieux comprendre l'effet de la structure du paysage sur des ravageurs du maïs et leurs ennemis naturels afin d'identifier les caractéristiques du paysage qui favorisent le contrôle de ces ravageurs.

La première partie porte sur l'effet de la structure du paysage sur l'abondance des quatre espèces de pucerons du maïs, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), *Rhopalosiphum padi* (L.), *Metopolophium dirhodum* (Walker) et *Sitobion avenae* (F.). Plus précisément, elle vise à comparer l'influence relative des habitats cultivés et non cultivés du paysage agricole sur les populations de pucerons, mais aussi à vérifier si les quatre espèces de pucerons répondent de la même manière aux caractéristiques paysagères. L'étude de terrain réalisée de juin à septembre 2005 et 2006 a montré que la densité des pucerons dans les champs de maïs dépend fortement de la structure du paysage des secteurs de 500 m dans lesquels les champs sont inclus. Parmi les habitats composant les secteurs paysagers, tant les habitats cultivés que non cultivés influencent les populations de pucerons. Enfin, les quatre espèces de pucerons répondent différemment aux caractéristiques paysagères. Les résultats de cette étude suggèrent donc que les projets d'aménagement du paysage agricole dans le but de limiter les populations de pucerons doivent prendre en compte la présence et la configuration spatiale des zones non cultivées, mais aussi celle des cultures. De plus, ces projets doivent être spécifiques à chaque espèce.

La deuxième partie concerne l'effet de la structure du paysage sur les prédateurs aériens des pucerons. Elle porte sur l'abondance des prédateurs au sein des champs de maïs en fonction de la structure du paysage et de la densité de pucerons dans ces champs. L'étude de terrain a permis de démontrer que la structure du paysage des secteurs de 500 m de rayon influence l'abondance en Cecidomyiidae et en Neuroptera alors qu'elle ne semble pas avoir d'effets significatifs sur l'abondance en Coccinellidae. L'abondance en Cecidomyiidae augmente avec la taille des champs et celles des neuroptères, avec la surface en maïs. Contrairement à nos prédictions, la présence d'habitats non cultivés et de cultures autres que le maïs n'a pas favorisé significativement la présence des prédateurs alors qu'on s'attendait à ce que ces habitats soient source de prédateurs immigrants grâce aux ressources complémentaires qu'ils peuvent fournir.

La troisième partie aborde l'effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle des pucerons exercé par les ennemis naturels (prédateurs aériens et parasitoïdes). Plus spécifiquement, la variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle des pucerons a été évaluée. Cette étude de terrain a révélé que l'effet de la

structure du paysage varie fortement au cours de l'été. En début d'été, seuls les habitats cultivés des secteurs de 500 m de rayon influencent le contrôle biologique alors que plus tard, les habitats non cultivés de ces secteurs ont aussi une influence. Cette étude montre également que l'effet de la plupart des caractéristiques paysagères est temporaire au cours de la saison. Seule l'influence de la forme des champs de maïs semble persister pendant plus d'un mois.

Ce travail de recherche confirme l'effet prépondérant du paysage sur le contrôle des ravageurs et donc le potentiel de l'aménagement du paysage agricole pour réduire efficacement les populations de ravageurs dans les cultures. De fait, parmi les habitats composant le paysage agricole, tant les habitats non cultivés que les cultures influencent les populations de ravageurs et d'ennemis naturels. Cette étude a montré également que si l'influence de la structure du paysage varie avec l'espèce de puceron et de prédateur, elle varie aussi entre les deux années de cette étude et au cours de l'été. Afin d'émettre des recommandations d'aménagement fiables, une meilleure connaissance de l'écologie des ennemis naturels, mais aussi de l'influence des différents habitats cultivés et non cultivés sur l'intensité du contrôle des ravageurs sont nécessaires. Ainsi, en permettant de réduire l'usage des pesticides, l'aménagement du paysage agricole permettra au territoire agricole de fournir un cadre de vie plus sain pour les humains, la faune et la flore tout en conservant son rôle de production alimentaire.

Mots clés : Structure du paysage, contrôle biologique, pucerons du maïs, prédateurs.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'utilisation de pesticides pour limiter les pertes de rendement dues aux insectes ravageurs a des impacts préoccupants sur la santé humaine, les espèces vivantes et l'environnement (Mutshinda, O'Hara et Woiod, 2011 ; Roy, 2003). L'organisation mondiale pour la santé estime qu'il y a chaque année dans le monde trois millions d'empoisonnements graves par les pesticides, avec quelque 220 000 décès (Organisation panaméricaine pour la Santé, 1993). Dans un contexte où la surface occupée par l'agriculture augmente en raison du besoin croissant en production agricole (augmentation de la population mondiale et développement de la production de biocarburants) (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), il est nécessaire de développer des alternatives à la lutte chimique. Une des alternatives est de rendre le paysage agricole défavorable aux ravageurs et/ou favorable aux ennemis naturels (Stern, Adkinson et Beingolea, 1976). Cela est possible par le choix de pratiques culturales comme la rotation des cultures, par la sélection ou l'élaboration de variétés résistantes ou encore par l'aménagement du paysage agricole (Gurr *et al.*, 2004 ; Ferron, 2000 ; Bommarco et Ekbom, 2000).

La culture du maïs est l'une des cultures les plus importantes du monde avec une surface cultivée de plus de 150 millions d'hectares et une production annuelle d'environ 800 millions de tonnes de grain (FAOSTAT, 2007). Au Québec, c'est une culture qui a connu une forte croissance, ces dernières années (Jobin *et al.*, 2010 ; Ruiz et Domon, 2005) et qui couvre une surface de 385 000 ha, aujourd'hui (Profil sectoriel de l'industrie horticole du Québec, 2012). Cette culture est donc hautement représentative des zones d'agricultures intensives du Québec et peut y occuper jusqu'à 30 % du territoire (Ruiz et Domon, 2005). Plusieurs ravageurs s'attaquent à cette culture et occasionnent des pertes de rendement (Meissle *et al.*, 2010). Parmi eux, les pucerons sont des ravageurs des céréales (maïs, blé, orge et avoine) avec une capacité de multiplication exceptionnelle (van Emden et Harrington, 2007). Ce sont des insectes qui affaiblissent les plantes en se nourrissant de leur sève, mais aussi en leur transmettant des virus comme le BYDV (van Emden et Harrington, 2007). Les pertes de rendements dues au virus BYDV peuvent s'étendre de 5 à 80 % en cas d'attaque sévère des céréales (Delaunay *et al.*, 2010 ; Perry *et al.*, 2000).

Afin de limiter les dommages directs et indirects dus aux pucerons, il est nécessaire de mieux comprendre les processus écologiques qui influencent l'intensité du contrôle de ce ravageur. Les pucerons du maïs et leurs ennemis naturels sont connus pour se développer dans plusieurs cultures et zones non cultivées du paysage agricole (champs de maïs, champs de foin, bordures de champs...) (Blackman et Eastop, 2000 ; Völkl *et al.*, 2007). Ils sont aussi connus pour migrer entre ces différents habitats. L'intensité du contrôle des pucerons du maïs dépend ainsi de processus qui se déroulent à l'échelle du plant et du champ, mais aussi à des échelles plus larges. Une meilleure compréhension des processus qui se déroulent à l'échelle du paysage fournira des données pertinentes pour orienter les projets d'aménagement en milieux agricoles.

ÉTAT DES CONNAISSANCES

E.1. Répartition des populations en milieu hétérogène

L'espace agricole n'est pas homogène et les espèces qui s'y développent doivent composer avec cette hétérogénéité. Précurseurs dans l'étude de mécanismes fondamentaux de répartition spatiale des espèces, MacArthur et Wilson ont proposé la théorie de l'équilibre de la biogéographie insulaire, en 1963. Leur modèle est très simple et s'adapte principalement aux îles océaniques, mais aussi aux nombreux biotopes terrestres qui peuvent être considérés comme des îles du fait des conditions environnementales très différentes des biotopes qui les entourent (oued dans le désert, bois au milieu des prairies ou des cultures...) (Gattolliat, 2002). Deux autres approches portent sur la répartition des individus dans un espace hétérogène : le concept de métapopulation formalisé par Levins en 1970 et l'approche proposée par l'écologie du paysage dans les années 1980.

E.1.1. Concept de métapopulation

Le concept de métapopulation formalisé par Levins en 1970 s'applique avant tout aux populations d'une même espèce. Dans un espace hétérogène, certains habitats sont favorables à une espèce donnée et d'autres sont hostiles. Une métapopulation occupe un espace hétérogène, elle est constituée d'un ensemble de populations locales qui ont leur propre dynamique et qui interagissent en échangeant des individus. Les populations locales sont installées dans des taches d'habitats favorables qui peuvent être à un instant donné occupées ou vacantes. Des individus disperseurs peuvent quitter une tache pour aller coloniser un élément vide ou renforcer une population de petite taille. Le taux de croissance des populations locales est déterminé par le nombre de naissances et de morts des individus, mais aussi par la dispersion des individus (immigration et émigration). Le modèle de Levins est très simple. Il donne à chaque tache le même rôle de source d'individus disperseurs, la même probabilité d'extinction, et il considère que les probabilités de succès de dispersion sont

identiques entre toutes les taches. D'autres modèles ont été proposés par la suite, ils correspondent à différentes situations rencontrées en nature (Boorman et Levitt, 1973 ; Pulliam, 1988). Par exemple, le concept de métapopulation a été utilisé pour mieux comprendre la répartition de papillons parmi des prairies finlandaises plus ou moins isolées les unes des autres (Hanski et Gaggiotti, 2004 ; Mattila *et al.*, 2012) ou celle de poissons d'eau douce présents dans les différents fleuves de l'île Trinité (Caraïbe).

E.1.2. L'approche de l'écologie du paysage

En écologie du paysage, la structure physique réelle de l'environnement est décrite ainsi que les mouvements des individus à l'intérieur de celle-ci (Hanski, 1998). Née de la rencontre entre deux domaines qui s'intéressent au territoire : la géographie et l'écologie, l'écologie du paysage est une approche holistique (Burel et Baudry, 1999 ; Naveh, 2000) qui considère l'ensemble des processus (flux d'énergie, de nutriments, d'organismes et activités humaines) qui se déroulent dans un territoire et tente de comprendre les relations entre la structure spatiale du territoire et ces différents processus. Une des branches de l'écologie du paysage s'attache à comprendre comment la structure spatiale du paysage influence la répartition des populations animales et végétales. Cette approche est largement inspirée de la théorie de l'équilibre de la biogéographie insulaire et le concept de métapopulation. Elle a bénéficié d'avancées technologiques (puissance de calcul des ordinateurs, images satellites...) qui ont permis de prendre en compte et d'analyser un nombre élevé de facteurs. Pour décrire la structure du paysage, des concepts ont été développés par Forman et Godron (1986). Trois types d'éléments de l'espace peuvent être distingués : la *matrice* qui est l'élément dominant, les *taches* qui sont dans la matrice et les *corridors* qui relient les taches entre elles. L'ensemble des taches constitue la *mosaïque* et l'ensemble des corridors un *réseau*. Dans un espace agricole, la matrice peut être l'ensemble des parcelles agricoles, alors que les taches sont les boisés, les tourbières ou les étangs et, enfin, les corridors sont les structures linéaires comme les bordures de champ, les bandes riveraines de cours d'eau ou les bordures de routes. Ainsi, les taches sont réparties dans la matrice agricole et peuvent être reliées entre elles ou

non par des corridors. Ces éléments de l'espace fournissent une grille d'analyse de la structure spatiale d'un paysage. De nombreux indices paysagers (« landscape metrics ») permettent également de quantifier ces structures paysagères (Cardille et Turner, 2002 ; Haines-Young et Chopping, 1996 ; McGarigal, 2002). Ils peuvent être répartis en deux catégories, ceux qui quantifient la composition du paysage et ceux qui quantifient la configuration spatiale (McGarigal, 2002). La *composition* d'un paysage correspond à la diversité et l'abondance des éléments du paysage (McGarigal, 2002), alors que la *configuration spatiale* est l'arrangement spatial des éléments du paysage (Burel et Baudry, 1999). Il s'agit alors de voir comment cette structure du paysage influence la répartition des espèces.

E.1.3. Comparaisons entre ces approches

Le concept de métapopulation et l'approche de l'écologie du paysage sont proches conceptuellement (Hanski et Gaggiotti, 2004). Ces deux approches permettent d'étudier des populations qui vivent sur des territoires hétérogènes dans lesquels certains habitats sont favorables et d'autres sont hostiles. Dans les habitats favorables, la survie des populations dépend de leur probabilité d'extinction qui est fonction des interactions biotiques comme la compétition, la prédation, le parasitisme et les maladies, mais aussi des facteurs environnementaux comme le climat (Hanski, 1998 ; Ricklefs et Miller, 2005). La survie des populations dépend aussi de la colonisation par des individus disperseurs provenant des autres taches favorables (Hanski, 1998). Dans la description d'un espace hétérogène, la principale différence entre l'approche de l'écologie du paysage et celle du concept de métapopulation consiste dans l'évaluation de la qualité des différentes taches d'habitat. Dans la théorie des métapopulations (Hanski, 1998), le paysage est vu comme un réseau de taches d'habitat idéalisé dans lesquelles les espèces vivent en populations locales, connectées par la migration, alors qu'en écologie du paysage, la structure physique réelle et complexe de l'environnement est décrite ainsi que les mouvements des individus à l'intérieur de celle-ci. Ainsi, dans la théorie des métapopulations, la probabilité de colonisation dépend directement de la distance entre les taches (With, 2004). En écologie du paysage, une partie des études

essaie de prendre en compte la facilité des espèces pour traverser les différents habitats. La matrice est donc considérée comme une mosaïque d'habitats de qualités différentes (Burel et Baudry, 1999). Chaque habitat peut faciliter ou limiter la dispersion des individus et donc influencer leur succès de colonisation (Chardon, Adriaensen et Matthysen, 2003 ; Cronin et Reeve, 2005 ; Kindlmann, Aviron et Burel, 2005 ; Ricketts, 2001). Par ailleurs, en écologie du paysage, les taches d'habitat favorable ne sont pas considérées comme identiques, elles peuvent être de qualités différentes (With, 2004). Ainsi, le taux de croissance des populations locales va varier en fonction de la qualité des taches d'habitat. Il est, toutefois, important de noter que de nombreux ponts existent entre ces approches et qu'elles s'enrichissent mutuellement de leurs avancées conceptuelles et empiriques (With, 2004).

Comme elle permet une prise en compte plus réelle de l'espace, l'approche de l'écologie du paysage est celle qui est la plus adaptée à la présente étude. De fait, elle permettra d'évaluer l'effet des différents types d'habitats du paysage agricole (champs cultivés, friches, bordures de champs...) sur le contrôle des pucerons par leurs ennemis naturels. Plus précisément, les indices paysagers permettront de décrire la composition et la configuration spatiale des différents types d'habitats du paysage agricole et d'évaluer les caractéristiques du paysage qui influencent le contrôle des pucerons.

E.2. Répartition des arthropodes en milieu agricole

Dans un paysage agricole, la pression anthropique sur les communautés d'arthropodes est forte. Le travail du sol, l'apport de fertilisants, l'apport de pesticides ainsi que la récolte constituent de fortes contraintes pour les organismes (Hendawy, Magouz et Nassef, 2009 ; Silva *et al.*, 2005 ; Thorbek et Bilde, 2004). Depuis quelques années, l'intérêt pour l'effet de la structure du paysage agricole sur la répartition des arthropodes en milieu agricole est grandissant (Figure E.1).

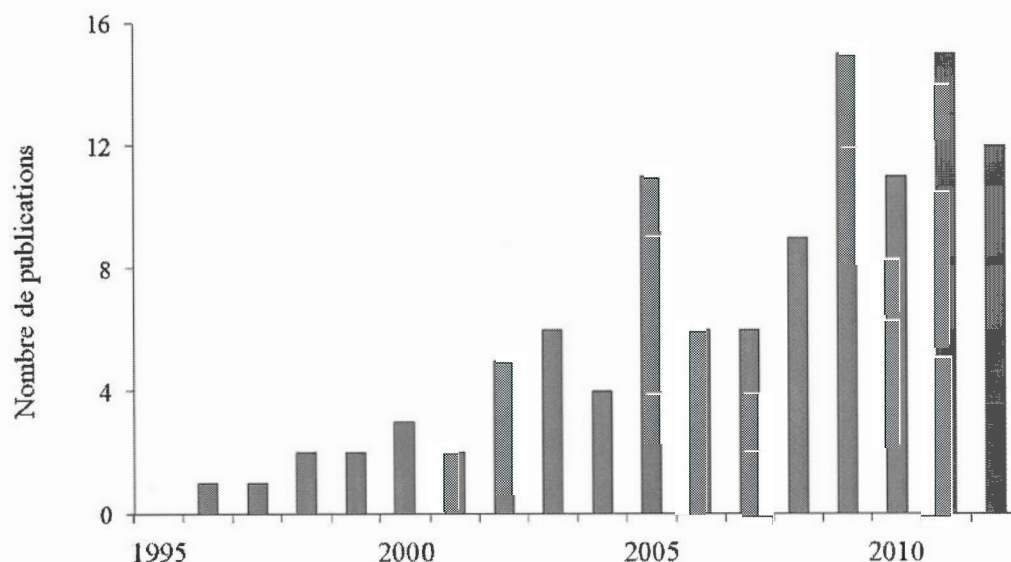


Figure E.1 : Évolution du nombre de publications portant sur l'effet de la structure du paysage agricole sur la répartition des arthropodes depuis 1995. Figure basée sur la compilation des articles parus dans 32 revues (voir Annexe I).

E.2.1. Les habitats non cultivés du paysage agricole

Beaucoup d'auteurs insistent sur le rôle prépondérant des habitats non cultivés (bois, prairies, jachères, zones humides, bordures de champs) pour les arthropodes du milieu agricole (Bianchi, Booi et Tscharntke, 2006 ; Coll, 2004 ; Landis, Wratten et Gurr, 2000 ; Roschewitz *et al.*, 2005). En effet, les habitats non cultivés sont des habitats pérennes où les populations peuvent persister d'année en année (Roschewitz *et al.*, 2005). Ils fournissent des ressources complémentaires tels du pollen, du nectar, des hôtes et des proies, mais aussi constituent des refuges lors des traitements pesticides (Landis, Wratten et Gurr, 2000).

Beaucoup d'études sur l'effet du paysage agricole portent sur l'effet de la proportion d'habitats non cultivés sur les communautés d'arthropodes. Il apparaît qu'en général, la diversité des arthropodes augmente avec la proportion d'habitats non cultivés, mais, dans

quelques cas, elle diminue avec la proportion d'habitats non cultivés (Tableau E.1). Pour sa part, l'abondance des populations d'arthropodes est également influencée par la présence de zones non cultivées (Tableau E.2). Toutefois, cette influence dépend du taxon ou de l'espèce.

Si la proportion d'habitats non cultivés influence fortement les communautés agricoles, le type d'habitat a aussi son importance. Ainsi, plusieurs études concernent l'effet de la présence de boisés, de prairies, de friches, de zones humides ou de bordures de champs sur les arthropodes (Tableau E.3). De ces études il ressort que l'abondance et la diversité des arthropodes sont généralement favorisées par la présence de ces habitats non cultivés, mais que chaque espèce ou taxon répond différemment à chacun des habitats.

Tableau E.1 : Effet de la présence d'habitats non cultivés sur la diversité des arthropodes (+ : effet positif, - : effet négatif, +/- : effet positif ou négatif).

Taxon	Signe	Référence
Arachnida, Araneae	+	Billeter <i>et al.</i> , 2008 ; Clough <i>et al.</i> , 2005 ; Schmidt-Entling et Dobeli, 2009 ; Schmidt <i>et al.</i> , 2005 ; Schmidt et Tschamtké, 2005a, 2005b
Coleoptera, Carabidae	-	Sarthou <i>et al.</i> , 2014
	+	Billeter <i>et al.</i> , 2008 ; Purtauf, Dauber et Wolters, 2005 ; Werling et Gratton, 2008 ; Winqvist <i>et al.</i> , 2011
Diptera, Syrphidae	+	Billeter <i>et al.</i> , 2008 ; Haenke <i>et al.</i> , 2009 ; Kleijn et van Langevelde, 2006
	-	Schweiger <i>et al.</i> , 2007
Hemiptera, Hemiptera	+	Billeter <i>et al.</i> , 2008
Hymenoptera, Apoidea	+	Billeter <i>et al.</i> , 2008 ; Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tschamtké, 2010 ; Kleijn et van Langevelde, 2006 ; Le Feon <i>et al.</i> , 2010 ; Steffan-Dewenter, 2002
	-	Dauber <i>et al.</i> , 2003
Lepidoptera, espèces diurnes	+	Rundlof et Smith, 2006
Lepidoptera, espèces nocturnes	+/-	Merckx <i>et al.</i> , 2012
Parasitoïdes de <i>Mythimna unipuncta</i> (Haworth) (Lepidoptera, Noctuidae)	+	Marino et Landis, 1996
Prédateurs aériens	-	Elliott <i>et al.</i> , 1998

Tableau E.2 : Effet de la présence d'habitats non cultivés sur l'abondance des arthropodes (+ : effet positif, - : effet négatif).

Taxon	Signe	Référence
Arachnida, Araneae	+	Drapela <i>et al.</i> , 2008
	-	Rand et Tschamtké, 2007
Coleoptera, Carabidae	-	Caballero-Lopez <i>et al.</i> , 2014
Coleoptera, Coccinellidae, <i>Hippodamia parenthesis</i> (Say)	+	Elliott <i>et al.</i> , 2002
Coleoptera, Coccinellidae, espèces endémiques	+	Werling <i>et al.</i> , 2011a
Coleoptera, Coccinellidae	+	Woltz Isaacs et Landis, 2012 ; Woltz et Landis, 2013
	-	Rand et Louda, 2006 ; Rand et Tschamtké, 2007
Coleoptera, Nitidulidae, <i>Meligethes aeneus</i> Fabricius	+	Rusch <i>et al.</i> , 2012
Hemiptera, Aphididae	+	Roschewitz <i>et al.</i> , 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschamtké, 2005
Hemiptera, <i>Nabis americana</i> Carayon	-	Elliott <i>et al.</i> , 2002
Hymenoptera, Apidae, <i>Bombus muscorum</i> (L.)	-	Diekötter <i>et al.</i> , 2006
Lepidoptera, espèces diurnes	+	Rundlof et Smith, 2006
Parasitoïdes de pucerons (Hemiptera, Aphididae)	+	Rand <i>et al.</i> , 2011
Prédateurs aériens	+	Prasifka, Heinz et Minzenmayer, 2004

Tableau E.3 : Effet des différents types d'habitats non cultivés sur la diversité (div), l'abondance (abon) et la biomasse (biom) des arthropodes (+ : effet positif, - : effet négatif).

Taxone	Indice	Signe	Références
Boisés			
Arachnida, Araneae, <i>Oxyopes</i> spp.	abon	+	Perovic <i>et al.</i> , 2010
Arachnida, Araneae	div	+	Drapela <i>et al.</i> , 2008
Arachnida, Opiliones	div	+	Gardiner <i>et al.</i> , 2010
Coleoptera, Coccinellidae, <i>Coleomegilla maculata</i> (De Geer)	abon	+	Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002
Coleoptera, Coccinellidae, <i>H. parenthesis</i>	abon	-	Elliott <i>et al.</i> , 2002
Coleoptera, Curculionidae, <i>Ceutorhynchus</i> spp.	abon	+	Zaller <i>et al.</i> , 2008
Coleoptera, Nitidulidae, <i>Meligethes</i> spp.	abon	+	Rusch <i>et al.</i> , 2012 ; Rusch <i>et al.</i> , 2013b ; Zaller <i>et al.</i> , 2008
Diptera, Syrphidae	abon	+	Alignier <i>et al.</i> , 2014
Hymenoptera, Formicidae	div	+	Dauber <i>et al.</i> , 2003
Lepidoptera	div	+	Kivinen <i>et al.</i> , 2007
Thysanoptera, Thripidae, <i>Thrips tabaci</i> (Lindeman)	abon	-	den Belder <i>et al.</i> , 2002
Ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes)	biom	+	Werling <i>et al.</i> , 2011b
Friches			
Hemiptera, Miridae, <i>Stenotus rubrovittatus</i> (Matsumura)	abon	+	Takada <i>et al.</i> , 2012
Hymenoptera, Formicidae	div	+	Dauber <i>et al.</i> , 2003
Lepidoptera	div	+	Weibull et Ostman, 2003
Parasitoïdes de <i>M. aeneus</i>	abon	+	Thies et Tschamtkke, 1999
Zones humides			
Coleoptera, Coccinellidae, <i>Hippodamia convergens</i> Guérin-Ménéville	abon	-	Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002 ; Elliott <i>et al.</i> , 2002
Coleoptera, Coccinellidae, <i>Hippodamia tredecimpunctata</i> (L.)	abon	-	Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002

Tableau E.3 (suite) : Effet des différents types d'habitats non cultivés sur la diversité (div), l'abondance (abon) et la biomasse (biom) des arthropodes (+ : effet positif, - : effet négatif).

Taxons		Indice	Signe	Références
Prairies	Coleoptera, Carabidae	div	+	Purtauf, Dauber et Wolters, 2005
		abon	+	Purtauf, Dauber et Wolters, 2005
	Coleoptera, Coccinellidae, <i>C. maculata</i>	abon	-	Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002
	Coleoptera, Coccinellidae, <i>H. tredecimpunctata</i>	abon	+	Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002
	Coleoptera, Nitidulidae, <i>Meligethes</i> spp.	abon	+	Rusch <i>et al.</i> , 2013b
	Diptera, Syrphidae	abon	+	Sarthou <i>et al.</i> , 2005
	Hemiptera, Aphididae	abon	-	Alignier <i>et al.</i> , 2014
	Hemiptera, Cicadellidae	abon	+	Perovic <i>et al.</i> , 2010
	Lepidoptera	div	+	Kivinen <i>et al.</i> , 2007
	Neuroptera, Chrysopidae, <i>Chrysoperla plorabunda</i> (Fitch)	abon	+	Elliott <i>et al.</i> , 2002
	Orthoptera, Acrididae	div	-	Badenhausser et Cordeau, 2012
	Coleoptera, Carabidae, espèces brachyptères	div	-	Wamser <i>et al.</i> , 2011
		abon	-	Wamser <i>et al.</i> , 2011
Bordures de champs	Coleoptera, Carabidae, espèces macroptères	div	-	Wamser <i>et al.</i> , 2011
	Coleoptera, Coccinellidae, <i>C. maculata</i>	abon	+	Maisonhaute et Lucas, 2011
	Coleoptera, Coccinellidae, <i>Harmonia axyridis</i> Pallas	abon	-	Maisonhaute et Lucas, 2011
	Coleoptera, Coccinellidae, <i>H. convergens</i>	abon	-	Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002
	Diptera, Syrphidae	abon	+	Alignier <i>et al.</i> , 2014
	Hemiptera, Aphididae	abon	-	Alignier <i>et al.</i> , 2014
	Hymenoptera, espèces nichant dans des cavités	div	+	Holzschuh, Steffan-Dewenter et Tschamtké, 2010
	Neuroptera, Chrysopidae, <i>C. plorabunda</i>	abon	+	Elliott <i>et al.</i> , 2002
	Phytophages de luzerne	div	+	Holland et Fahrig, 2000

E.2.2. Les habitats cultivés du paysage agricole

L'effet du type de cultures sur la faune agricole est encore peu étudié. Les premières études montrent que les populations présentes dans une culture sont influencées par la proportion de cette culture dans le paysage. Ainsi, dans les champs de colza, l'abondance des méligèthes ravageurs, *Meligethes* spp. diminue avec la proportion de colza dans le paysage (Zaller *et al.*, 2009). De la même manière, dans les champs de coton, la présence de la punaise terne ravageuse, *Lygus lineolaris* (Palisot de Beauvois) (Hemiptera, Miridae) diminue avec la proportion de coton dans le paysage (Allen et Luttrell, 2009). En revanche, la présence du charançon andin de la pomme de terre, *Premnotrypes* spp. (Coleoptera, Curculionidae), augmente avec la proportion de champs de pommes de terre (Parsa, Ccanto et Rosenheim, 2011), la présence des chrysomèles ravageuses des racines du maïs, *Diabrotica virgifera* LeConte et *Diabrotica barberi* Smith et Lawrence (Lepidoptera, Chrysomelidae), avec la présence de maïs (O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011), l'abondance de l'Hymenoptera parasitoïde, *Trichogramma* spp. en champs de coton, avec la proportion de coton (Perovic *et al.*, 2010) et la présence de la coccinelle maculée, *C. maculata* en champs de maïs, avec la présence de maïs (O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011).

Par ailleurs, les populations dans un champ d'une culture peuvent être influencées par la proportion d'une autre culture. Ainsi, dans les champs de coton, la présence de deux insectes phytophages, la punaise terne, *L. lineolaris* et les œufs de Noctuidae (Lepidoptera), augmente avec la présence de maïs (Allen et Luttrell, 2009), alors que le nombre de prédateurs généralistes, dans les champs de coton, augmente avec la présence de sorgho (Prasifka, Heinz et Minzenmayer, 2004)

E.2.3. La diversité des habitats

Les paysages ne sont pas uniformes. La richesse en types d'occupation du sol (bois, zone habitée, parcelle de soya...), ainsi que leur abondance relative, varient. Les études indiquent

qu'à une plus grande **diversité des habitats** est associée une plus grande diversité en Carabidae (Guerrero *et al.*, 2010 ; Woodcock *et al.*, 2010), en Lepidoptera (Flick, Feagan et Fahrig, 2012 ; Weibull, Bengtsson et Nohlgren, 2000) et une plus grande richesse spécifique en phytophages généralistes, (Jonsen et Fahrig, 1997), mais une plus faible diversité de Syrphidae prédateurs (Schweiger *et al.*, 2007). L'effet de la diversité des habitats sur l'abondance des populations dépend de l'espèce ou du taxon considérés. Ainsi, les paysages diversifiés favorisent la présence d'Opiliones (Gardiner *et al.*, 2009b), la présence de phytophages généralistes (Jonsen et Fahrig, 1997) et celle des Coccinellidae prédatrices, *H. parenthesis* et *H. convergens* (Elliott *et al.*, 2002). Par contre, les paysages diversifiés limitent la présence de Lepidoptera (Weibull, Bengtsson et Nohlgren, 2000), de pucerons du soya, *Aphis glycines* Matsumura (Hemiptera, Aphididae) (Noma *et al.*, 2010) et de la punaise prédatrice *N. americanoferus* (Elliott *et al.*, 2002).

Considérées séparément, la diversité des cultures et celle des habitats non cultivés influencent aussi les populations d'arthropodes. Une plus grande **diversité en cultures** permet une plus grande richesse spécifique en Apoidea, Hemiptera, Carabidae, Syrphidae et Araneae (Billeter *et al.*, 2008). Elle permet aussi la présence de Carabidae plus gros (Ostman *et al.*, 2001). Enfin, une plus grande **diversité en habitats non cultivés** favorise la présence de phytophages et de prédateurs à l'interface entre les champs cultivés et les habitats non cultivés (Schweiger *et al.*, 2005).

E.2.4. La configuration spatiale des habitats

Si la composition en habitats a une forte influence sur la répartition des arthropodes, la répartition des arthropodes dépend aussi de l'arrangement spatial des habitats. En particulier, pour les Araneae, Carabidae et Apoidea, la proximité avec un habitat non cultivé favorise la richesse spécifique des communautés (Duelli, Studer et Marchand, 1989 ; Hendrickx *et al.*, 2007 ; Jauger *et al.*, 2009 ; Schweiger *et al.*, 2007). Cependant, pour les Syrphidae, les résultats des études ne concordent pas : certaines montrent un effet positif de la proximité

avec un habitat non cultivé (Hendrickx *et al.*, 2007 ; Schweiger *et al.*, 2007) et d'autres, un effet négatif (Jauker *et al.*, 2009). Enfin, la taille des parcelles a également un effet sur les communautés : la richesse spécifique en Araneae, Carabidae et Lepidoptera diminue avec la taille des parcelles (Duelli, Studer et Marchand, 1989 ; González-Estébanez *et al.*, 2011).

E.3. Les pucerons du maïs

E.3.1. Biologie

Les pucerons du maïs appartiennent au sous-ordre des *Sternorrhyncha*, à la super-famille des Aphidoidea et à la famille des Aphididae. Ce sont des ravageurs importants des régions tempérées qui s'attaquent aux céréales cultivées et notamment au maïs (Blackman et Eastop, 2007). Ils affaiblissent les plantes en se nourrissant de leur sève. Ils rejettent également du miellat (liquide sucré) qui cause la formation de fumagine sur les feuilles et diminue ainsi la photosynthèse. La fumagine peut aussi rendre les épis de maïs destinés à la consommation humaine moins esthétiques, ce qui entraîne un déclassement de l'épi et donc une perte économique. Enfin, les pucerons du maïs sont vecteurs de plusieurs virus qui affectent les céréales cultivées. C'est généralement la transmission de virus qui cause le plus de pertes économiques. En particulier, les pertes de rendements dues au virus BYDV peuvent s'étendre de 5 à 80 % en cas d'attaque sévère des céréales (Delaunay *et al.*, 2010 ; Perry *et al.*, 2000). Pour le maïs sucré, il n'existe pas encore de seuil d'intervention validé au Québec (Duval, Ferland et Boisclair, 2013). En Ontario, un traitement est recommandé si 10% des épis sont infestés (un plant est considéré infesté quand il présente plus de 20 pucerons) (Ministère de l'Agriculture, 2009).

Les pucerons présentent des cycles biologiques allant de la parthénogenèse cyclique (alternance d'une génération sexuée annuelle et de nombreuses générations parthénogénétiques = holocyclie) à la parthénogenèse obligatoire (succession de générations parthénogénétiques = anholocyclie) (Williams et Dixon, 2007). Lorsque la phase sexuée

existe, elle a lieu à l'automne sur l'**hôte primaire**, généralement une espèce arbustive ou arborescente (Figure E.2). Elle aboutit à la ponte d'œufs fécondés, résistants au froid, qui diapausent au cours de l'hiver et éclosent à la fin de celui-ci. Les pucerons migrent alors vers leur **hôte secondaire**, généralement une espèce herbacée. Les nombreuses générations parthénogénétiques vivipares, qui se succèdent au printemps et en été, permettent une importante production de biomasse aphidienne, responsable de pullulations spectaculaires. Chez certaines espèces ou lignées, la phase sexuée n'existe plus et les générations parthénogénétiques se succèdent alors sur les hôtes secondaires (Williams et Dixon, 2007).

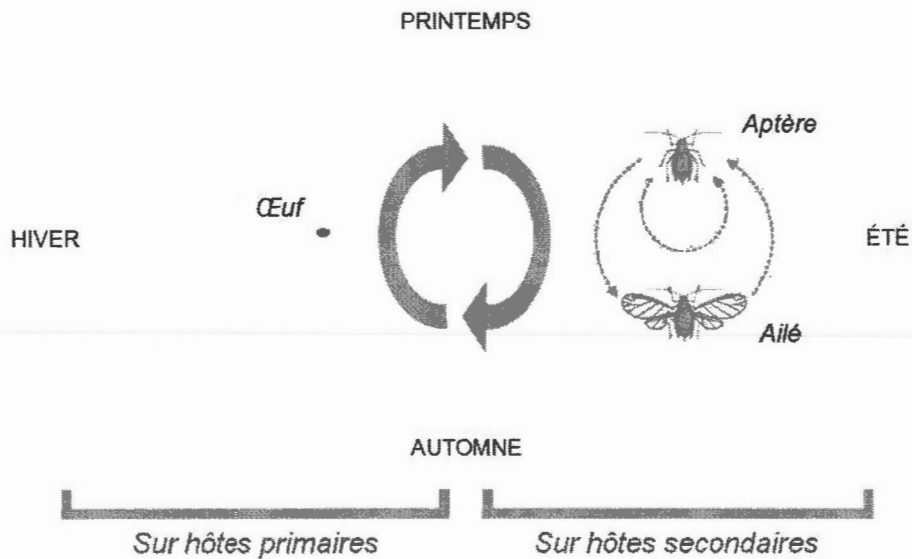


Figure E.2 : Cycle holocylique de puceron.

Les populations parthénogénétiques de l'été présentent des pucerons aptères et des pucerons ailés. Les aptères se déplacent peu. Ils ont tendance à quitter leur plante hôte lorsqu'elle est secouée par le vent, la pluie ou d'autres perturbations de l'environnement (Irwin, Kampmeier et Weisser, 2007 ; Narayandas et Alyokhin, 2006). Le plus souvent, ils se déplacent en marchant sur de courtes distances : sur la même plante ou entre deux plantes proches (Irwin, Kampmeier et Weisser, 2007). Quand aux pucerons ailés, ils apparaissent dans les populations lorsque la densité devient forte, la qualité de la plante diminue ou quand certains ennemis naturels sont présents (Muller, Williams et Hardie, 2001 ; Wadley, 1923 ; Weisser, Braendle et Minoretti,

1999 ; Williams et Dixon, 2007). Quand les pucerons ailés atteignent le stade adulte, ils perdent leur sensibilité à leurs plantes hôtes pendant quelques jours (Kennedy et Fosbrooke, 1972). Ils sont alors attirés par la lumière à faible longueur d'onde du ciel et initient leur envol (Dixon, 1987b). Portés par le vent, ils peuvent parcourir des centaines, voire des milliers de kilomètres (Loxdale *et al.*, 1993). Les pucerons ailés semblent utiliser des composés émis par les plantes et des stimuli visuels pour détecter leurs plantes hôtes et se poser (Doering, 2014 ; Irwin, Kampmeier et Weisser, 2007 ; Pettersson, Tjallingii et Hardie, 2007). Ils sont sensibles aux longueurs d'onde de la végétation et le jaune-vert les attire (revue dans Pettersson, Tjallingii et Hardie, 2007).

Au Québec, Coderre (1983) a trouvé quatre espèces de pucerons en culture de maïs grain : *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), *Rhopalosiphum padi* (L.), *Metopolophium dirhodum* (Walker) et *Sitobion avenae* (F.).

R. maidis est le puceron ravageur le plus important des régions tropicales et tempérées chaudes (Blackman et Eastop, 2007). Il est vecteur de plusieurs virus qui s'attaquent aux céréales cultivées (Blackman et Eastop, 2007). Il ne semble pas avoir de forme sexuée (Blackman et Eastop, 2007) (Tableau E.4). Les populations sont donc constituées uniquement de lignées parthénogénétiques qui continuent à se développer en hiver sur des plantes herbacées (Blackman et Eastop, 2007). Au Québec, les hivers sont trop froids pour qu'une telle survie soit possible. *R. maidis* émigre donc du sud à chaque printemps (Richard et Boivin, 1994). Ses hôtes secondaires sont le blé, l'orge, l'avoine, le sorgho, la canne à sucre et le maïs (Blackman et Eastop, 2000 ; Coderre, 1983).

R. padi est le ravageur le plus important des céréales cultivées des régions tempérées (Blackman et Eastop, 2007). Il est vecteur de plusieurs virus qui s'attaquent aux céréales (Blackman et Eastop, 2007). Certaines lignées se reproduisent uniquement de manière parthénogénétique (parthénogenèse obligatoire) et d'autres de manière parthénogénétique et sexuée (Simon, Blackman et Legallie, 1991). Les lignées parthénogénétiques obligatoires ne survivent l'hiver que dans les régions où les températures restent douces (Loxdale et Lushai, 2007). Au Canada, cette survie n'est possible que dans les Maritimes et la Colombie-

Britannique (Simon et Hebert, 1995). Ainsi, au Québec, seules les lignées sexuées survivent. À l'automne, les femelles sexuées pondent donc leurs œufs sur leur hôte primaire, le cerisier de Virginie, *Prunus virginiana* L. (Blackman et Eastop, 2007). La survie des œufs hivernants ne semble pas poser de problèmes au Québec (Cloutier, comm. pers.). Au printemps, *R. padi* quitte son hôte primaire pour aller s'établir sur ses hôtes secondaires et s'y développer jusqu'en septembre. Ses hôtes secondaires sont le blé, l'orge, l'avoine, le sorgho et le maïs (Blackman et Eastop, 2000 ; Coderre, 1983).

Comme chez *R. padi*, certaines lignées de *M. dirhodum* se reproduisent uniquement de manière parthénogénétique et d'autres de manière parthénogénétique et sexuée (Blackman et Eastop, 2000). Au Québec, seules les lignées sexuées survivent à l'hiver, sous forme d'œufs. À l'automne, *M. dirhodum* pond ses œufs sur son hôte primaire du genre *Rosa* (Ankersmit, 1987). La migration sur les hôtes secondaires se fait au printemps. Ses hôtes secondaires sont le blé, l'orge, l'avoine et le maïs (Blackman et Eastop, 2000 ; Coderre, 1983).

S. avenae est vecteur de plusieurs virus qui s'attaquent aux céréales (Blackman et Eastop, 2007). Comme chez *R. padi* et *M. dirhodum*, certaines lignées se reproduisent uniquement de manière parthénogénétique et d'autres de manière parthénogénétique et sexuée (Blackman et Eastop, 2007). Au Québec, seules les lignées sexuées survivent à l'hiver, en hivernant sous forme d'œufs. À l'automne, *S. avenae* pond ses œufs sur des graminées sauvages et cultivées ; il a abandonné son hôte primaire du genre *Rubus* (Blackman et Eastop, 2007). Ses hôtes secondaires sont le blé, l'orge, l'avoine, le seigle, le sorgho, le riz et le maïs (Blackman et Eastop, 2000 ; Coderre, 1983).

Tableau E.4 : Type de cycle de vie, hôtes primaires et secondaires des pucerons du maïs, *R. maidis*, *R. padi*, *M. dirhodum* et *S. avenae*.

Espèce	Hôte primaire	Hôte secondaire	Type de cycle	Hivernation au Québec
<i>Rhopalosiphum maidis</i>	Pas d'hôte primaire.	Blé, orge, avoine, sorgho, canne à sucre, maïs et graminées.	Anholocyclique.	Non. Immigration au printemps ou à l'été à partir de régions plus au sud.
<i>Rhopalosiphum padi</i>	<i>Prunus</i> spp.	Blé, orge, avoine, sorgho, maïs et graminées.	Holocyclique au Québec. Anholocyclique dans les régions tempérées.	Oui sous forme d'œufs.
<i>Sitobion avenae</i>	Graminées (anciennement arbustes du genre <i>Rubus</i>).	Blé, orge, avoine, seigle, sorgho, riz maïs et graminées.	Holocyclique au Québec. Anholocyclique dans les régions tempérées.	Oui sous forme d'œufs.
<i>Metopolophium dirhodum</i>	<i>Rosa</i> spp.	Blé, orge, avoine maïs et graminées.	Holocyclique au Québec. Anholocyclique dans les régions tempérées.	Oui sous forme d'œufs.

E.3.2. Effet de la structure du paysage sur les pucerons et d'autres ravageurs

Au printemps, *R. padi*, *S. avenae* et *M. dirhodum* quittent leurs hôtes primaires, alors que *R. maidis* émigre du sud. Ces quatre espèces colonisent alors leurs hôtes secondaires qui sont des graminées cultivées ou non cultivées (Blackman et Eastop, 2000). Ils colonisent des cultures : champs de céréales et champs de foin contenant des graminées, mais aussi des zones non cultivées comme des bordures de champs, des pâturages et des friches. Pour ces quatre espèces de pucerons, le paysage agricole est ainsi une mosaïque de taches d'habitats de qualités différentes. À part l'étude d'Ostman, Ekbom et Bengtsson (2001) et celle de Klueken *et al.*, (2012), les études qui portent sur l'effet de la structure du paysage sur les populations de pucerons du maïs considèrent l'abondance totale des pucerons sans regarder l'effet de la structure du paysage sur les différentes espèces (Alignier *et al.*, 2014 ; Caballero-Lopez *et al.*, 2012 ; Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005). Les auteurs se sont intéressés à la densité en hôtes primaires, au pourcentage de cultures annuelles, au pourcentage en prairies et à la densité de bordures ou de haies. Ainsi, en Allemagne, l'abondance de *M. dirhodum* et *R. padi* dans les champs de céréales augmente avec la densité de leurs hôtes primaires dans les 3 km de rayon (Klueken *et al.*, 2012). En Allemagne également, *S. avenae*, *M. dirhodum* et *R. padi* sont plus abondants quand il y a peu de cultures annuelles dans un rayon de 1 à 3 km (Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005) alors qu'en Suède la présence de cultures annuelles dans un rayon de 1 km n'a pas d'effet sur l'abondance de deux de ces pucerons, *S. avenae* et *R. padi* (Caballero-Lopez *et al.*, 2012). En France, *S. avenae*, *M. dirhodum* et *R. padi* sont plus abondants quand il y a peu de prairies et de haies dans un rayon de 1 à 3 km (Alignier *et al.*, 2014). Enfin, *R. padi* s'établit plus dans les champs de céréales lorsqu'il y a peu de bordures dans les 400 m (ratio périmètre/surface élevé) (Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001).

L'effet de la structure du paysage a également été étudié chez d'autres espèces de pucerons, ainsi que chez d'autres ravageurs. Les études sur le puceron du soya, *A. glycines* indiquent que l'abondance en pucerons du soya augmente avec la densité en hôtes primaires et dans un paysage diversifié (Noma *et al.*, 2010). Enfin, des études concernent les ravageurs autres que les pucerons : des **Coleoptera** (O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011 ; Parsa Ccanto et

Rosenheim, 2011 ; Rusch *et al.*, 2013b ; Scheid, Thies et Tschardtke, 2011 ; Zaller *et al.*, 2008), des **Lepidoptera** (Allen et Luttrell, 2009), des **Hemiptera** (Allen et Luttrell, 2009 ; Perovic *et al.*, 2010 ; Takada *et al.*, 2012), des **Thysanoptera** (den Belder *et al.*, 2002 ; Perovic *et al.*, 2010) et des **Diptera** (Zaller *et al.*, 2008). De ces études, il ressort que l'augmentation de la proportion de cultures hôtes dans le paysage a généralement un effet négatif (Allen et Luttrell, 2009 ; Parsa Ccanto et Rosenheim, 2011 ; Zaller *et al.*, 2008) ou nul (O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011 ; Perovic *et al.*, 2010 ; Scheid, Thies, et Tschardtke, 2011 ; Zaller *et al.*, 2008), mais rarement positif (O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011) sur l'abondance en ravageurs dans les champs. Ainsi, à l'échelle du paysage, peu de ravageurs semblent suivre l'hypothèse avancée par Root (1973) selon laquelle la densité de ravageurs spécialistes augmente avec la concentration de leur ressource. Enfin, il ressort que l'influence de la présence de zones non cultivées dépend de l'espèce de ravageurs (Allen et Luttrell, 2009). La présence de prairies et de friches favorise la présence de certains ravageurs (Perovic *et al.*, 2010 ; Rusch *et al.*, 2013b ; Takada *et al.*, 2012) alors que l'effet de la présence de boisés dépend de l'espèce (den Belder *et al.*, 2002 ; Rusch *et al.*, 2012 ; Rusch *et al.*, 2013b ; Zaller *et al.*, 2008).

Les études sur l'effet de la structure du paysage sur les pucerons et sur les ravageurs ne renseignent donc que très peu sur l'influence des différents types d'habitats cultivés ou non cultivés du territoire agricole. De plus, l'influence de la configuration spatiale de ces habitats n'est pas abordée.

E.4. Les ennemis naturels des pucerons du maïs

E.4.1. Biologie

Les pucerons ont de nombreux ennemis naturels, appelés les aphidiphages. Ils sont attaqués par des prédateurs, des parasitoïdes, des virus et des champignons (Völkl *et al.*, 2007). Lucas (2005) estime qu'il y a au moins 12 familles d'arthropodes prédateurs de pucerons : des

Coleoptera : Coccinellidae et Carabidae, des Neuroptera : Chrysopidae et Hemerobiidae, des Hemiptera : Nabidae, Reduviidae, Miridae, Anthocoridae et Lygaeidae, des Diptera : Syrphidae et Cecidomyiidae et des Araneae. La revue de littérature de Völkl et al (2007) donne de précieuses informations sur les traits d'histoire de vie et l'écologie des principaux aphidiphages. D'après Coderre (1983), au Québec, les espèces prédatrices les plus souvent rencontrées sur les feuilles de maïs (prédateurs aériens) sont les Chrysopidae, les Hemerobiidae, les Syrphidae et les Coccinellidae.

La plupart des espèces de **Chrysopidae** sont arboricoles, mais quelques-unes peuvent se développer dans les cultures (Duelli, 2001) (Tableau E.5). Les larves sont prédatrices. Elles se nourrissent principalement d'Aphididae, de Coccidae (Hemiptera), d'Acari et de nectar de fleurs (Coderre, 1983 ; Limburg et Rosenheim, 2001). Les adultes se nourrissent de miellat, de pollen, de nectar, de levures (Garland, 1985 ; Stelzl et Devetak, 1999) et d'Aphididae pour le genre *Chrysopa* (Stelzl et Devetak, 1999). La stratégie de dispersion a été étudiée chez plusieurs espèces spécialistes des cultures du genre *Chrysoperla* (Duelli, 2001). Chez ces espèces, la dispersion consiste en trois types de vols : le vol de migration vers les sites d'hivernation à la fin de l'été et vers les cultures au printemps, le vol de migration avant l'oviposition pour trouver de nouveaux habitats et le « nomadisme » continu pendant la période de reproduction. Le vol de migration des femelles avant leur oviposition peut durer de 3 à 21 jours selon les espèces (Canard et Volkovich, 2001). Transportés par le vent, les Chrysopidae peuvent alors parcourir jusqu'à 12 kilomètres (Duelli, 2001). La mobilité des adultes après leur vol de migration est méconnue (Canard et Volkovich, 2001). En particulier, il y a peu d'informations sur les échanges entre les habitats naturels et cultivés (Canard et Volkovich, 2001). Peu d'informations sont également disponibles sur l'hivernation des Chrysopidae. L'hivernation du genre *Chrysoperla* semble avoir lieu en bordure de bois et dans des zones humides arbustives, car au début du printemps et de l'automne, beaucoup d'individus sont observés en bordure de bois et dans les zones humides arbustives (Duelli, 2001). Dans les régions tempérées, les Chrysopidae sont multivoltines (Völkl *et al.*, 2007). Elles localisent les colonies de pucerons, car elles sont attirées par des composés du miellat ou des phéromones d'alarme ou des phéromones sexuelles de pucerons (Völkl *et al.*, 2007).

Certaines sont capables de manger jusqu'à 1650 pucerons durant leur développement larvaire (Canard et Volkovich, 2001 ; Völkl *et al.*, 2007).

La plupart des espèces d'**Hemerobiidae** se développent dans la végétation basse, certaines dans les conifères et quelques-unes dans les cultures (Duelli, 2001 ; New, 1988). Les larves et les adultes sont des prédateurs généralistes. Ils se nourrissent principalement d'Aphididae, de Coccidae, de Psyllidae (Hemiptera), d'Adelgidae (Hemiptera), d'Aleyrodidae (Hemiptera), de pollen et de nectar (Coderre, 1983 ; Robinson *et al.*, 2008 ; Stelzl et Devetak, 1999). Comme les Chrysopidae, les Hemerobiidae réalisent un vol de migration après l'émergence des adultes et avant l'oviposition. Ce vol peut durer de quatre à dix jours (Canard et Volkovich, 2001). Cependant, il existe peu d'informations sur la distance qu'elles peuvent parcourir lors de ce vol. La mobilité des adultes après leur vol de migration, ainsi que les échanges d'individus entre les habitats naturels et cultivés, sont également méconnus (Canard et Volkovich, 2001). Les Hemerobiidae sont bivoltines dans les régions tempérées (Völkl *et al.*, 2007).

Les Syrphidae vivent dans la strate herbacée. Les larves de certaines espèces de cette famille sont prédatrices. Elles sont généralistes. Elles consomment des pucerons, des Coccidae, des Psyllidae, des Adelgidae, des Cercopidae (Hemiptera) et certaines larves de l'ordre des Lepidoptera (Coderre, 1983 ; Völkl *et al.*, 2007). Les adultes se nourrissent de miellat et de pollen (Wratten *et al.*, 2003). Il est probable qu'une partie des Syrphidae qui se retrouvent au Québec hivernent aux États-Unis et recolonisent les champs du Québec, à chaque printemps. En effet, en Europe, certaines espèces ne supportent pas le froid et migrent à l'automne vers les régions où l'hiver est plus doux. Par exemple, *Episyrphus balteatus* (DeGeer) est connue pour migrer à l'automne vers le sud (Aubert, Aubert et Goeldlin, 1976). Cependant, certaines espèces sont capables de survivre à des températures très froides et semblent donc capables d'hiverner au Québec. En effet, 50 % de *Syrphus ribesii* (Linné) survivent à une exposition de 72h à -30°C (Hart et Bale, 1998). Les adultes de Syrphidae sont capables de parcourir de grandes distances (Aubert, Aubert et Goeldlin, 1976). Lors de leur vol migratoire pour aller rejoindre les sites d'hivernation, ils parcourent des centaines de kilomètres. Paradoxalement, une fois ce vol accompli, les Syrphidae semblent avoir une mobilité réduite. En effet, une

expérience de Wratten *et al.* (2003) a montré que la diffusion de plusieurs espèces de Syrphidae n'allait que jusqu'à 200 m en huit heures (en Nouvelle Zélande et en Grande Bretagne). Dans les régions tempérées, les Syrphidae sont univoltines (Völkl *et al.*, 2007). Pour pondre leurs œufs, les femelles de Syrphidae localisent les colonies de pucerons par l'olfaction et la vue (Völkl *et al.*, 2007). Elles détectent la présence de pucerons grâce à la présence de miellat, de molécules présentes à la surface des pucerons et de phéromones d'alarme (Bargen, Saudhof et Poehling, 1998 ; Francis *et al.*, 2005 ; Sutherland, Sullivan et Poppy, 2001). Une seule larve est capable de consommer de 135 à 500 pucerons (Völkl *et al.*, 2007). Lorsqu'il y a beaucoup de pucerons, les larves tuent plus de pucerons qu'elles ne consomment (Chambers, 1988).

Certaines espèces de **Cecidomyiidae** sont des prédateurs spécialistes d'Aphididae (Markkula et Tiittanen, 1985). L'espèce de Cecidomyiidae aphidiphage la plus connue est *Aphidoletes aphidimyza* Rondani. Les adultes se nourrissent de miellat et de nectar (Nijveldt, 1988 ; Völkl *et al.*, 2007). La capacité de dispersion des Cecidomyiidae est peu connue. *A. aphidimyza* peut parcourir 200 à 300 m. En effet, lâchés au milieu d'un verger de 300 x 400 m, les adultes sont capables de le coloniser en entier (Sentis, comm. pers.). Pour sa part, l'espèce phytophage, *Contarinia sorghicola* Coquillett, la cécidomyie du sorgho, peut se disperser de 90 m²/heure (Lampo et Medialdea, 1994). Les pupes de Cecidomyiidae hivernent dans le sol (Bouchard et Tourneur, 1981). L'espèce *A. aphidimyza* est multivoltine (Völkl *et al.*, 2007). Les femelles sont capables de détecter la présence de pucerons grâce à la présence de miellat (Choi *et al.*, 2004). Les larves consomment jusqu'à 80 pucerons avant leur pupaison et elles tuent plus de pucerons qu'elles n'en consomment (Völkl *et al.*, 2007).

Chez les **Coccinellidae**, 90 % des espèces sont prédatrices et certaines espèces consomment préférentiellement des pucerons (Iperti, 1999). Les adultes et les larves sont alors des prédateurs. En plus des pucerons, ils se nourrissent de Psyllidae, de Coccidae, d'Acari et d'insectes de l'ordre des Lepidoptera, Coleoptera et Diptera (Hodek et Honek, 1996 ; Iablokoff-Khnzorian, 1982 ; Moser *et al.*, 2011). Certaines espèces, comme *Coccinella septempunctata* L., *C. maculata* et *Propylea quatuordecimpunctata* L. consomment également du pollen (Hodek et Honek, 1996 ; Lundgren et Wiedenmann, 2004). Par ailleurs, les Coccinellidae sont connus pour s'alimenter d'œufs, de pupes et de larves d'organismes de

leur propre guilde ou de leur propre espèce (Iperti, 1999 ; Lucas 2005). Quelques espèces de Coccinellidae ne se retrouvent que dans quelques habitats spécifiques mais la majorité des espèces est ubiquiste (Hodek et Honek, 1996). Lors du vol vers le lieu d'hibernation, les adultes peuvent parcourir plusieurs kilomètres (Iperti et Buscarlet, 1972). Ils hivernent en large aggrégation au pied d'arbres matures pour *C. maculata* (Jean, Coderre et Tourneur, 1990), dans des touffes herbacées ou des branches ou cône de pins pour *C. septempunctata* (Ruzicka et Vostrel, 1985), dans la litière de bois pour *P. quatuordecimpunctata* (Hodek et Honek, 1996) ou dans les maisons, au Québec, pour *H. axyridis* (Krafsur *et al.*, 1997 ; Labrie, Coderre et Lucas, 2008). Le plus souvent, les Coccinellidae sont univoltines ou bivoltines, dans les régions tempérées (Iperti, 1999 ; Völkl *et al.*, 2007). Elles localisent les colonies de pucerons, car elles sont attirées par des composés émis par les plantes lorsqu'elles sont attaquées par des pucerons ou par des phéromones d'alarme des pucerons (Francis, Lognay et Haubruge, 2004 ; Zhu et Park, 2005).

Les **parasitoïdes** qui s'attaquent aux pucerons du maïs sont majoritairement des Hymenoptera de la famille des Braconidae (genres : *Aphidius*, *Praon*, *Ephredus*, *Lysiphlebus*, *Trioxys*, *Diaretiella*, *Toxares* et *Monoctonus*) et de celle des Aphelinidae (genre : *Aphelinus*) (Pike *et al.*, 2000 ; Traugott *et al.*, 2008 ; Völkl *et al.*, 2007 ; Vollhardt *et al.*, 2008). Selon les espèces, les œufs sont pondus soit à l'intérieur d'un puceron soit à proximité. Les larves se développent à l'intérieur du puceron et s'en nourrissent jusqu'à leur pupaison. Le puceron change alors de couleur et sa cuticule se durcit. À ce stade, il est appelé « momie ». Les adultes qui émergent des momies comblent leurs besoins énergétiques avec du nectar ou d'autres sources de sucre comme le miellat (Bianchi et Wackers, 2008). Dans les régions tempérées, plusieurs espèces de la famille des Braconidae passent l'hiver, au sol, dans des momies de pucerons (Legrand *et al.*, 2004). Au Québec, certaines espèces de parasitoïdes hivernent probablement en utilisant ce mode d'hivernation. En effet, sous le manteau neigeux, même si la température de l'air est beaucoup plus froide, la température du sol est généralement proche de 0°C. Des espèces sont capables de survivre à cette température. Par exemple, une expérience sur *Aphidius rhopalosiphi* DeStephani-Peres (Hymenoptera, Braconidae), un parasitoïde de pucerons du maïs a montré que 29,8 à 67,3 % des momies survivaient à un passage à -5°C pendant dix jours (Levie, Vernon et Hance, 2005). Par

ailleurs, une partie des individus arrive probablement de populations plus au sud car certains pucerons qui effectuent des vols de dispersion sont porteurs de larves de parasitoïdes. Ceci a été montré par une étude anglaise chez le puceron du maïs, *S. avenae*. Chez cette espèce, jusqu'à 12,5 % des individus capturés à 12,2 m de hauteur sont parasités (Walton, Loxdale et Allen-Williams, 2011). La capacité de dispersion des parasitoïdes est encore peu connue (Rauch et Weisser, 2007). Les adultes semblent se disperser sur de courtes distances. Par exemple, *Lysiphlebus hirticornis* Mackauer (Hymenoptera, Braconidae), parasitoïde du puceron *Metopeurum fuscoviride* Stroyan (Hemiptera, Aphididae), peut se disperser jusqu'à 200 m, mais une telle distance de dispersion est rare (Rauch et Weisser, 2007). Ainsi, la dispersion des parasitoïdes dans le corps de pucerons hôtes, qui migrent sur de grandes distances, augmente considérablement leur capacité de colonisation. Les parasitoïdes détectent les colonies de pucerons grâce aux substances émises par les plantes lorsqu'elles sont attaquées par des pucerons, grâce au miellat et aux phéromones d'alarme des pucerons (Gardner et Dixon, 1985 ; Hatano *et al.*, 2008 ; Read, Feeny et Root, 1970).

Tableau E.5 : Traits biologiques des principaux ennemis naturels des pucerons au Québec.

Ennemis naturels	Stades aphidiphages	Régime alimentaire	Capacité de dispersion des adultes	Lieu d'hivernation
Chrysopidae	Larves	Larves : Aphididae, Coccidae, Acari et nectar. Adultes : miellat, pollen, nectar et levures (Aphididae pour <i>Chrysopa</i> spp.).	12 km.	Bordures de bois (bordures de zones humides pour <i>Chrysoperla</i> spp.).
Hemerobidae	Larves et adultes	Larves : Aphididae, Psyllidae, Adelgidae, Aleyrodidae, pollen et nectar. Adultes : Aphididae, Psyllidae, Adelgidae, Aleyrodidae, pollen et nectar.		
Syrphidae	Larves	Larves : Aphididae, Coccidae, Psyllidae, Adelgidae, Cercopidae et larves de Lepidoptera. Adultes : miellat, pollen et nectar.	100 km.	Bois. Présence ou absence de migration vers régions tempérées chaudes.
Cecidomyiidae	Larves	Larves : Aphididae. Adultes : miellat et nectar.	200-300 m pour <i>A. aphidimyza</i> ; 90 m ² /h pour <i>C. sorghicola</i> .	Au sol.
Coccinellidae	Larves et adultes	Larves et adultes : Aphididae, Coccidae, Acari, larves de Lepidoptera et d'Hemiptera et pollen pour <i>C. septempunctata</i> , <i>C. maculata</i> , <i>P. quatuordecimpunctata</i> .	Plusieurs kilomètres.	Selon espèces : dans touffes herbacées, branches ou cônes de pins, au pied d'arbres matures ou dans maisons.
Parasitoïdes de pucerons	Larves	Larves : Aphididae. Adultes : pollen et nectar.	Jusqu'à 200 m pour <i>L. hirticornis</i> .	Dans momies de pucerons, au sol.

E.4.2. Effet de la structure du paysage sur les prédateurs aériens

Les études sur l'effet de la structure du paysage agricole sur les prédateurs aériens portent le plus souvent sur les **Syrphidae** (Billeter *et al.*, 2008 ; Dormann *et al.*, 2007 ; Haenke *et al.*, 2009 ; Hendrickx *et al.*, 2007 ; Jauker *et al.*, 2009 ; Kleijn et van Langevelde, 2006 ; Maisonhaute et Lucas, 2011 ; Meyer, Jauker et Steffan-Dewenter, 2009 ; Sarthou *et al.*, 2005 ; Schweiger *et al.*, 2007 ; Werling, *et al.*, 2011a) et les **Coccinellidae** (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002 ; Elliott *et al.*, 2002 ; Gardiner *et al.*, 2009b ; Maisonhaute et Lucas, 2011 ; O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011 ; Rand et Louda, 2006 ; Werling *et al.*, 2011a). Les **Chrysopidae**, les **Cecidomyiidae** et les **Hemerobidae** sont encore peu étudiées (Elliott *et al.*, 2002 ; Maisonhaute et Lucas, 2011 ; Rand et Tschardt, 2007 ; Werling *et al.*, 2011a). Comme pour l'ensemble des arthropodes, les auteurs insistent sur le rôle prépondérant des habitats non cultivés (Bianchi, Booij et Tschardt, 2006 ; Roschewitz *et al.*, 2005). De fait, les habitats non cultivés constituent des sites d'hivernations pour une partie des prédateurs (Duelli, 2001 ; Hodek et Honek, 1996 ; Jean Coderre et Tourneur, 1990) et procurent des proies ou ressources complémentaires (pollen, nectar) qui leur permettent de survivre plus longtemps (Hodek et Honek, 1996 ; Robinson *et al.*, 2008 ; Symondson, Sunderland et Greenstone, 2002).

Les études sur les **Syrphidae** mettent principalement en évidence l'effet des zones non cultivées sur les communautés. Il en ressort que la diversité et la richesse spécifique des communautés de Syrphidae ne répondent pas toujours de la même manière à la présence d'habitats non cultivés dans le paysage. Ainsi, deux études montrent un effet positif de la proportion d'habitats non cultivés sur la diversité ou la richesse spécifique des Syrphidae (Billeter *et al.*, 2008 ; Kleijn et van Langevelde, 2006) alors que trois études montrent un effet négatif (Meyer, Jauker et Steffan-Dewenter, 2009 ; Schweiger *et al.*, 2007). De la même manière, la proximité d'un habitat non cultivé peut favoriser (Hendrickx *et al.*, 2007 ; Schweiger *et al.*, 2007) ou limiter (Jauker *et al.*, 2009) la diversité des Syrphidae. Même si la plupart des études sur les Syrphidae portent sur l'ensemble des habitats non cultivés, le type d'habitats a aussi son importance. Ainsi, l'abondance des populations augmenterait avec la présence d'habitats constitués d'herbacées pérennes (champs de foin, pâturages, prairies et

friches) (Werling *et al.*, 2011a), avec la présence de friches (Sarhou *et al.*, 2005) et avec la présence de boisés et de haies (Alignier *et al.*, 2014). Enfin, la diversité des cultures semble favoriser la diversité en Syrphidae (Billeter *et al.*, 2008), alors que celle de l'ensemble des habitats (cultures et zones non cultivées) semble limiter l'abondance et la diversité en Syrphidae (Meyer, Jauker et Steffan-Dewenter, 2009 ; Schweiger *et al.*, 2007).

Deux des études qui portent sur l'abondance totale en **Coccinellidae** montrent que les Coccinellidae sont plus nombreuses dans un paysage dominé par les cultures annuelles (Rand et Louda, 2006 ; Rand et Tschamtker, 2007), alors que deux études montrent que leur abondance augmente avec la présence de zones non cultivées (Woltz, Isaacs et Landis, 2012 ; Woltz et Landis, 2013). Par ailleurs, deux études portent sur les espèces endémiques et exotiques de plusieurs états américains (Gardiner *et al.*, 2009b ; Werling *et al.*, 2011a). Il apparaît que les espèces endémiques du Michigan et du Wisconsin sont plus abondantes dans un paysage avec peu de cultures (Werling *et al.*, 2011a) et celles d'Iowa, Michigan, Minnesota et Wisconsin, dans un contexte paysager avec beaucoup d'habitats herbacés (Gardiner *et al.*, 2009b). Pour leur part, les espèces exotiques du Michigan et du Wisconsin sont plus abondantes dans un paysage avec peu d'habitats herbacés (Werling *et al.*, 2011a) et celles d'Iowa, Michigan, Minnesota et Wisconsin, dans un contexte paysager avec beaucoup de forêts (Gardiner *et al.*, 2009b). Les autres études sur les Coccinellidae portent principalement sur l'effet des habitats non cultivés sur sept espèces. De ces études, il ressort que chaque espèce a sa propre réponse à la structure du paysage :

- La présence de la coccinelle parenthèse, ***H. parenthesis***, semble augmenter avec la proportion d'habitats non cultivés, (Elliott *et al.*, 2002), mais diminuer avec la présence de boisés (Elliott *et al.*, 2002). Elle est également influencée par la diversité en habitats (effet positif : Elliott *et al.*, 2002 ; effet négatif : Gardiner *et al.*, 2009b).
- La présence de la coccinelle maculée, ***C. maculata***, est influencée par la nature des cultures (effet positif de la présence de soya et maïs : Gardiner *et al.*, 2009b ; effet négatif de la présence de cultures autres que le maïs : Maissonhaute et Lucas, 2011 ; effet positif de la présence de maïs : O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011). Elle semble augmenter avec la présence de bordures de champs, (Maissonhaute et Lucas, 2011), mais diminuer avec la présence de prairies (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002).

Elle est également influencée par la présence de boisés (effet positif : Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002 ; effet négatif : Gardiner *et al.*, 2009b).

- La présence de la coccinelle à treize points, *H. tredecimpunctata*, semble augmenter avec la présence de prairies, mais diminuer avec la présence de zones humides (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002).
- La présence de la coccinelle convergente, *H. convergens*, semble augmenter avec la diversité en habitats, (Elliott *et al.*, 2002), mais diminuer avec la présence de zones humides (Elliott *et al.*, 2002) et la densité en bordure de champs (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002). Cette coccinelle serait plus abondante dans un contexte avec beaucoup de prairies, mais peu de champs de blé (Gardiner *et al.*, 2009b).
- La présence de la coccinelle asiatique, *H. axyridis*, est influencée par la nature des cultures (effet négatif de la présence de soya et maïs : Gardiner *et al.*, 2009b ; effet positif de la présence de cultures autres que le maïs : Maisonhaute et Lucas, 2011). Elle semble diminuer avec la présence de bordures de champs (Maisonhaute et Lucas, 2011) et est influencée par la présence de boisés (effet positif : Gardiner *et al.*, 2009b ; effet négatif : Maisonhaute et Lucas, 2011).
- La présence de la coccinelle à sept points, *C. septempunctata*, semble augmenter avec la présence de cultures autres que le maïs (Maisonhaute et Lucas, 2011).
- La présence de la coccinelle à quatorze points, *Propylea quatuordecimpunctata* (L.), ne semble pas être influencée par la structure du paysage (Gardiner *et al.*, 2009b).

Quant aux **Chrysopidae**, l'étude d'Elliott *et al.* (2002) montre que le nombre de *C. plorabunda* augmente avec la présence de prairies et de bordures de champs. Par contre, l'étude de Werling *et al.* (2011a) ne relève pas d'effet du paysage sur cette famille de prédateurs.

Enfin, selon l'étude de Rand et Tschamtkke (2007), l'abondance en Cecidomyiidae augmente avec la proportion de zones non cultivées dans le paysage alors que selon celle de Maisonhaute et Lucas (2011), elle augmente avec la surface en maïs, mais diminue avec la diversité en habitats du paysage.

Les études sur l'effet de la structure du paysage sur les prédateurs aériens ne concernent donc que certaines familles de prédateurs. Pour ces familles, la présence d'habitats non cultivés semble déterminante, mais chaque espèce y répond de manière différente. Le type d'habitats non cultivés semble avoir aussi son importance. Toutefois, mis à part les Coccinellidae, très peu d'informations sont disponibles sur l'effet des différents habitats non cultivés sur les familles de prédateurs. Enfin, l'influence des zones cultivées, mais aussi celle de la configuration spatiale des habitats cultivés et non cultivés sur les prédateurs, restent très peu connues.

E.4.3. Effet de la structure du paysage sur les parasitoïdes

Les parasitoïdes des pucerons du maïs étant de petite taille, c'est généralement le nombre d'hôtes parasités qui est comptabilisé. Cet indice correspond au nombre de pontes réussies et renseigne sur l'intensité du contrôle biologique exercé par les parasitoïdes sur les populations de phytophages. Les effets bénéfiques des habitats non cultivés sur la survie des parasitoïdes sont présentés par Landis, Wratten et Gurr (2000). Les habitats non cultivés procurent des hôtes alternatifs ou des ressources comme du pollen ou du nectar pour les adultes (Landis, Wratten et Gurr, 2000). Ces ressources complémentaires permettraient aux adultes de survivre plus longtemps en milieu agricole. Afin d'éviter la redondance de ce document, l'effet de la structure du paysage sur le taux de parasitisme sera traité dans une section ultérieure (section 5.2. Effet de la structure du paysage sur le taux de parasitisme). La section qui suit ne traitera que de l'effet de la structure du paysage sur la diversité des parasitoïdes.

Peu d'études portent sur l'effet de la structure du paysage sur la diversité des parasitoïdes. D'après ces études, la présence d'habitats non cultivés n'a pas d'effet sur la richesse spécifique des parasitoïdes des pucerons des céréales (Rand, van Veen et Tschamtkke, 2011 ; Vollhardt *et al.*, 2008), alors qu'elle permet une plus grande diversité et richesse spécifique en parasitoïdes de la légionnaire uniponctué, *M. unipuncta* (Costamagna, Menalled et Landis, 2004 ; Marino et Landis, 1996).

E.5. Contrôle des pucerons par leurs ennemis naturels

E.5.1. Effet de la structure du paysage sur le taux de prédation

L'estimation du nombre de pucerons consommés par les prédateurs est difficile, car les prédateurs ne laissent que rarement des « traces » claires de prédation. Des expérimentations à l'aide de cages d'exclusion ont permis de mettre en évidence des réductions significatives de populations de pucerons en présence d'un ou plusieurs prédateurs (Costamagna, Landis et Brewer, 2008 ; Gardiner *et al.*, 2009a). L'utilisation de proies sentinelles (Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001) ou du ratio prédateur/proie (Rand et Tschamtkke, 2007) permet également d'estimer la pression de prédation dans les champs. Les études sur l'effet de la structure du paysage sur la prédation portent sur la prédation de pucerons (le puceron du soya, *A. glycines* : Gardiner *et al.*, 2009a ; le puceron noir de la luzerne, *Aphis craccivora* Koch et le puceron de la luzerne, *Therioaphis trifolii* (Monell) : Grez, Zaviezo et Gardiner, 2014 ; le puceron du maïs, *R. padi* : Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001 ; le puceron vert du pois, *Acyrtosiphon pisum* Harris : Winqvist *et al.*, 2011) et sur la prédation d'œufs de Noctuidae ravageur (Lepidoptera) (Bianchi *et al.*, 2005 ; Werling *et al.*, 2011b). De ces études, il ressort que le taux de prédation serait favorisé par la présence de zones non cultivées (Winqvist *et al.*, 2011), de boisés (Bianchi *et al.*, 2005 ; Grez, Zaviezo et Gardiner, 2014 ; Werling *et al.*, 2011b), d'habitats avec des herbacées pérennes (Werling *et al.*, 2011b), de cultures pérennes (Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001), d'un réseau de bordures denses (Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001) et d'habitats urbains (Grez, Zaviezo et Gardiner, 2014). En revanche, il semble plus faible dans un paysage avec beaucoup de cultures fruitières (Grez, Zaviezo et Gardiner, 2014) et aux habitats diversifiés (Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001). Enfin, l'étude de Gardiner *et al.* (2009a) permet de connaître le type de contexte paysager qui favorise la prédation de puceron du soya, *A. glycines*. Cette étude suggère que le taux de prédation est meilleur dans un paysage diversifié avec peu de champs de maïs et de soya et beaucoup de boisés. Il faut noter qu'à part dans l'étude de Grez, Zaviezo et Gardiner (2014), la densité en proies n'a pas été prise en compte dans les analyses de ces études. Il est donc

impossible de savoir si le paysage influence directement le taux de prédation ou indirectement par la densité en proies.

Les études sur l'effet de la structure du paysage sur l'intensité de prédation ne renseignent que très peu sur l'effet des différents types d'habitats cultivés et non cultivés du paysage agricole. Par ailleurs, l'effet de la configuration spatiale de ces habitats n'est pas abordé.

E.5.2. Effet de la structure du paysage sur le taux de parasitisme

Plusieurs études portent sur l'effet de la structure du paysage sur le taux de parasitisme de pucerons : cinq études allemandes sur les pucerons du maïs (Alignier *et al.*, 2014 ; Caballero-Lopez *et al.*, 2012 ; Rand, van Veen et Tschardtke, 2011 ; Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschardtke, 2005), deux études allemandes sur le puceron de l'ortie, *Microlophium carnosum* (Buckton) (Hemiptera, Aphididae) (Rand et Tschardtke, 2007 ; Rand, van Veen et Tschardtke, 2011) et une étude neo-zélandaise sur le puceron cendré du chou, *Brevicoryne brassicae* L. (Jonsson *et al.*, 2012). D'après ces études, le taux de parasitisme des pucerons augmente avec la proportion d'habitats non cultivés dans le paysage (Jonsson *et al.*, 2012 ; Rand, van Veen et Tschardtke, 2011 ; Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschardtke, 2005) ou avec la présence de haies (Alignier *et al.*, 2014). Dans chacune de ces études, la densité en hôtes a été considérée dans les analyses.

Des études portent sur l'effet de la structure du paysage sur le taux de parasitisme de phytophages autres que les pucerons : des **Lepidoptera** (Bianchi, Goedhart et Baveco, 2008 ; Bianchi *et al.*, 2005 ; Costamagna, Menalled et Landis, 2004 ; Marino et Landis, 1996 ; Menalled *et al.*, 2003 ; Menalled *et al.*, 1999), des **Coleoptera** (Rusch *et al.*, 2012 ; Rusch *et al.*, 2011 ; Scheid, Thies, et Tschardtke, 2011 ; Thies, Steffan-Dewenter et Tschardtke, 2003 ; Thies et Tschardtke, 1999 ; Zaller *et al.*, 2009) et des **Diptera** (Kruess, 2003 ; Kruess *et al.*, 2004). La densité en hôtes n'a été considérée que dans 5 de ces études (Costamagna, Menalled et Landis, 2004 ; Rusch *et al.*, 2011 ; Scheid, Thies et Tschardtke, 2011 ; Kruess,

2003 ; Kruess *et al.*, 2004). D'après les résultats de ces études, le taux de parasitisme augmente avec la proportion d'habitats non cultivés dans le paysage (Kruess, 2003 ; Marino et Landis, 1996 ; Rusch *et al.*, 2011 ; Scheid, Thies, et Tscharntke, 2011 ; Thies, Steffan-Dewenter et Tscharntke, 2003 ; Thies et Tscharntke, 1999). Il augmenterait aussi avec la proportion de boisés (Bianchi, Goedhart et Baveco, 2008 ; Rusch *et al.*, 2012), de pâturages (Bianchi *et al.*, 2005), avec la longueur de haies (Zaller *et al.*, 2009) et la diversité en habitats du paysage, (Kruess, 2003), mais diminuerait avec la proportion de friches (Zaller *et al.*, 2009). La longueur en bordure de routes influence aussi le taux de parasitisme, mais cette influence dépend de l'espèce de ravageurs (Bianchi et Wackers, 2008 ; Zaller *et al.*, 2009). La seule étude qui suggère un effet des zones cultivées sur le taux de parasitisme indique que le parasitisme diminue avec la proportion de colza dans le paysage, le colza étant la plante hôte du ravageur parasité (Scheid, Thies, et Tscharntke, 2011).

Ainsi, si beaucoup d'études sur le taux de parasitisme renseignent sur l'effet des différents habitats non cultivés du paysage agricole, en revanche, très peu d'informations sont disponibles sur l'effet des habitats cultivés. Par ailleurs, l'effet de la configuration spatiale des habitats sur l'intensité du parasitisme n'est pas abordé.

E.6. Variabilité temporelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle des pucerons par leurs ennemis naturels

E.6.1. Variabilité intra-annuelle

Au cours d'une même année, les pucerons et les ennemis naturels n'occupent pas les mêmes habitats dans le paysage agricole. Comme vu précédemment, à la fin de l'été ou à l'automne, la plupart des pucerons du maïs migrent vers les zones non cultivées pour y passer l'hiver. *R. padi*, *M. dirhodum* hivernent principalement dans les friches et les bordures de champs, car ils pondent leurs œufs sur des arbustes de la famille des Rosacées (Blackman et Eastop, 2000), alors que *S. avenae* hivernent dans les friches, les bordures de champs, les pâturages et

les champs de foin, car il pond ses œufs sur des graminées (Blackman et Eastop, 2000). Pour leur part, une grande partie des ennemis naturels rejoignent des zones non cultivées (Arrignon *et al.*, 2007 ; Hodek et Honek, 1996). Au printemps et en été, les quatre espèces de pucerons du maïs colonisent des cultures, mais aussi des zones non cultivées, car elles se développent sur des graminées cultivées et non cultivées. Quant aux ennemis naturels, ils quittent leur site d'hivernation et la plupart des espèces se peuvent se développer dans tous les habitats du paysage agricole, car elles sont polyphages (Völkl *et al.*, 2007).

Si la variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage a été mise en évidence chez quelques populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Allen et Luttrell, 2009 ; Haenke *et al.*, 2009), la variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle de ravageurs est encore peu connue. Dans les études sur le parasitisme des pucerons du maïs de Roschewitz *et al.* (2005) et Alignier *et al.* (2014), l'effet du paysage a été évalué deux fois dans la saison : en juin et en juillet. Il en ressort qu'en juillet, le taux de parasitisme augmente avec la présence de haies (Alignier *et al.*, 2014) et diminue quand la proportion de cultures annuelles augmente (Roschewitz *et al.*, 2005). Par contre, en juin, aucun de ses deux effets n'avait été observés (Alignier *et al.*, 2014 ; Roschewitz *et al.*, 2005). Cet effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons n'a toutefois été mesuré qu'une ou deux fois dans la saison. L'évolution de l'effet de la structure du paysage du semis jusqu'à la récolte du maïs n'est donc pas encore connue.

E.6.2. Variabilité inter-annuelle

Peu d'études permettent de vérifier si l'effet de la structure du paysage sur le contrôle des ravageurs est comparable d'une année à l'autre. De fait, sur les vingt-cinq études sur l'effet de la structure du paysage sur le contrôle de ravageurs, seules trois ont duré plus d'un an. Deux d'entre-elles portent sur le parasitisme du puceron du maïs (Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschamtké, 2005) et une, sur le parasitisme d'un lépidoptère ravageur du maïs (Menalled *et al.*, 2003). L'étude de trois ans de Thies, Roschewitz et Tschamtké (2005) sur le

parasitisme de pucerons du maïs a permis de constater que l'effet de la proportion de cultures annuelles sur ce taux de parasitisme variait entre les années. De fait, durant les deux premières années de leur étude, le taux de parasitisme des pucerons a diminué avec l'augmentation du pourcentage de cultures annuelles alors que durant la dernière année, le pourcentage de cultures annuelles n'a pas eu d'effet sur le taux de parasitisme. Pour sa part, l'étude de trois ans de Roschewitz *et al.* (2005), qui porte également sur le parasitisme du puceron du maïs, indique que le taux de parasitisme varie fortement entre les trois années. Toutefois, cette étude ne permet pas de savoir si l'effet du paysage varie entre les années car les données des trois années ont été analysées ensemble et l'interaction année/paysage n'a pas été considérée dans les analyses. Enfin, l'étude de cinq ans de Menalled *et al.* (2003) sur le parasitisme d'un lépidoptère ravageur du maïs indique une forte variabilité inter-annuelle de l'effet de la structure du paysage. Ainsi, alors que pendant trois ans, le taux de parasitisme était plus élevé dans le contexte paysager complexe (petits champs, beaucoup de bordures de champs larges et/ou boisées), pendant un an, il était plus élevé dans le contexte paysager simple et pendant l'autre année, il n'était pas différent dans ces deux contextes paysagers.

E.7. Synthèse des connaissances

En résumé, les études actuelles sur l'effet du paysage sur le contrôle de ravageurs portent principalement sur certaines espèces de ravageurs dont les pucerons, sur deux familles de prédateurs aériens (Syrphidae et Coccinellidae) et sur le taux de parasitisme de plusieurs ravageurs (Tableau E.6). De cette synthèse, il ressort un manque d'information sur l'effet de la structure du paysage sur :

- Certaines familles d'aphidiphages aériens, telles les Chrysopidae, les Hemerobiidae et les Cecidomyiidae,
- Le taux de prédation des pucerons,

Le contrôle des pucerons assuré à la fois par les prédateurs et les parasitoïdes.

La caractéristique paysagère la plus examinée dans les études est le pourcentage d'habitats non cultivés (ou pourcentage de cultures). Le pourcentage des différents types d'habitats non cultivés (boisés, prairies ou pâturages et bordures de champs) a reçu beaucoup d'attention dans les études sur les Coccinellidae et sur le taux de parasitisme, mais reste peu exploré dans les études sur les ravageurs, sur les prédateurs autres que les Coccinellidae et sur le taux de prédation. Ainsi, il ressort un manque d'information sur :

- L'effet des différents habitats non cultivés (sauf sur les Coccinellidae et le taux de parasitisme),
- L'effet des différents habitats cultivés,
- L'effet de la configuration spatiale des habitats non cultivés,
- L'effet de la configuration spatiale des habitats cultivés.

Enfin, les études durent généralement un an et ne donnent que rarement des informations sur l'évolution de l'effet de la structure du paysage au cours de la saison. Il ressort donc un manque d'informations sur :

- la variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage
- la variation inter-annuelle de l'effet de la structure du paysage

E.8. Problématique

Afin de limiter les dommages directs et indirects dus aux pucerons, il est nécessaire de mieux comprendre les processus écologiques qui se déroulent à l'échelle du paysage et qui influencent l'intensité du contrôle de ces ravageurs. De fait, l'intensité du contrôle des pucerons dépend de nombreux facteurs biotiques. En particulier, elle dépend de l'abondance et la diversité des autres ravageurs, l'abondance et la diversité des ennemis naturels ainsi que de toutes les interactions qu'ils entretiennent (compétition, prédation et parasitisme). Quantifier l'importance relative de la structure du paysage dans les différents processus impliqués dans le contrôle d'un ravageur est à ce stade de connaissance, extrêmement complexe, voire hors de portée. Dans ce contexte, ce travail de doctorat s'attachera plus

raisonnablement à considérer l'effet de la composition et de la configuration des habitats cultivés et non cultivés (1) sur l'abondance des espèces de pucerons du maïs, (2) sur l'abondance des familles de prédateurs aériens et (3) sur le contrôle biologique des pucerons du maïs. Cette meilleure compréhension de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle des pucerons fournira des données pertinentes pour orienter les futurs projets d'aménagement en milieux agricoles.

E.9. Site d'étude

Le territoire d'étude est situé au sud-ouest du Québec, dans le bassin versant de la rivière L'Assomption (45°95' N, 73°58' O, figure E.3). Le paysage de la partie sud de ce bassin versant est diversifié et il est représentatif des zones d'intensification agricole du Québec (Ruiz et Domon, 2005). Afin d'identifier différents types de paysages au sein de cette partie agricole et d'y répartir les zones d'échantillonnage, nous nous sommes appuyés sur la cartographie écologique réalisée par le ministère de l'Environnement (CER : Cadre écologique de Référence) (Beauchesne *et al.*, 1998) et sur une étude pilote de Domon *et al.* (2005). Les districts écologiques ont été délimités à partir des caractéristiques physiques du territoire : géologie, géomorphologie et pédologie (Beauchesne *et al.*, 1998). Selon ces caractéristiques, le paysage des districts écologiques diffère dans la composition et la configuration spatiale des différentes occupations du sol (Domon *et al.*, 2005). Quatre districts écologiques aux paysages diversifiés ont ainsi été identifiés (Domon *et al.*, 2005 ; Ruiz *et al.*, 2008). Le district des Monticules de Saint-Jacques (JAC) est composé de monticules de dépôts glaciaires et de parties planes avec des dépôts littoraux loameux (Tableau E.7). Il est constitué de 44 % de cultures annuelles et les champs y sont de taille moyenne. La plaine de Joliette (JOL) est une plaine d'argile et de sable, occupée par 43 % de cultures annuelles et de champs de petite taille. La plaine de Saint-Esprit (ESP) est une plaine d'argile, occupée par 62% de cultures annuelles et de champs de grande taille. Enfin, la terrasse l'Achigan-Ouareau (ACH) est une terrasse de sable. Les cultures annuelles n'y occupent que 17 % du territoire et les champs y sont de petite taille. 37 zones

d'échantillonnages ont été réparties parmi ces 4 districts en 2005 et en 2006 (9 dans JAC, 12 dans ESP, 8 dans JOL et 8 dans ACH). Afin d'éviter les différences climatiques entre les zones d'échantillonnage, la distance maximum entre deux zones est de 13 kilomètres.

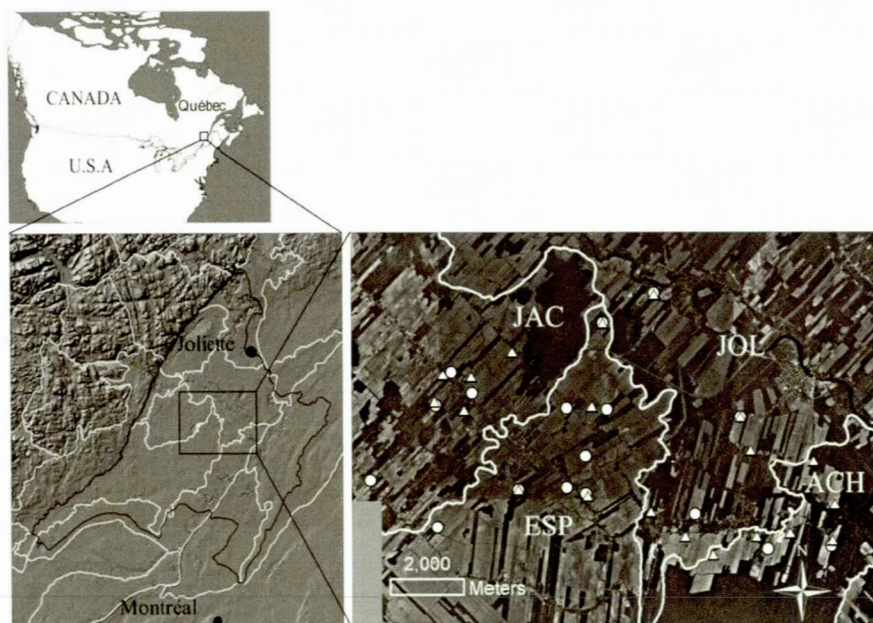


Figure E.3 : Localisation de la partie agroforestière du bassin versant de l'Assomption (ligne noire), des districts écologiques (ligne blanche) et du site d'étude (45°95' N, 73°58' O). Les quatre districts écologiques du site d'étude sont : JAC : Monticule de Saint-Jacques, ESP : Plaine Saint-Esprit, JOL : Plaine de Joliette et ACH : Terrasse l'Achigan-Ouareau". Les cercles sont les zones d'échantillonnage de 2005 et les triangles, celles de 2006.

Tableau E.7 : Caractéristiques géomorphologiques et paysagères des quatre districts écologiques du site d'étude (adapté de Domon *et al.*, 2005).

	Géomorphologie	% cultures annuelles	% boisés	Nombre de zones d'échantillonnage	
				2005	2006
ESP	Plaine d'argile	62	12	8	4
JAC	Plaine de sable et monticules de dépôts glaciaires	44	32	4	5
JOL	Plaine d'argile et de sable	43	16	3	5
ACH	Terrasse de sable	17	61	2	6

E.10. Présentation de la thèse

E.10.1. Chapitre 1

Le chapitre 1 porte sur l'effet de la structure du paysage sur les populations de quatre espèces de pucerons du maïs (*R. maidis*, *R. padi*, *M. dirhodum* et *S. avenae*). Plus exactement, il s'attache à évaluer l'importance relative des zones cultivées et non cultivées sur la répartition de ces quatre espèces ainsi qu'à vérifier si la structure du paysage a des effets comparables sur ces espèces.

Cette étude est présentée dans l'article suivant :

Roullé, N., Lucas, E., Domon, G. (en préparation). Relative contribution of crop and noncrop habitats on the corn aphid population in an agricultural landscape.

Revue visée : BioControl.

E.10.2. Chapitre 2

Le chapitre 2 porte sur l'effet de la structure du paysage sur les populations de prédateurs aériens des pucerons du maïs (Coccinellidae, Syrphidae, Chrysopidae, Hemerobiidae et Cecidomyiidae). L'hypothèse suivante est testée : l'abondance des prédateurs dans les champs dépend tout d'abord de la densité en proies, mais aussi de la structure du paysage qui peut faciliter ou ralentir l'immigration des prédateurs. Plus spécifiquement, l'abondance des prédateurs en champs de maïs est favorisée par la présence de pucerons, mais aussi par la présence de zones non cultivées, de cultures autres que le maïs et de champs de grandes tailles.

Cette étude est présentée dans l'article suivant :

Roullé, N., Domon, G., Drapeau, P., Lucas, E. (en préparation). Combined effect of the aphid abundances and the landscape structure on the predator abundances.

Revue visée : Agriculture Ecosystem & Environment.

E.10.3. Chapitre 3

Le chapitre 3 s'intéresse à la variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle biologique des pucerons par leurs ennemis naturels (ratio ennemis naturels/pucerons). L'hypothèse générale testée dans cet article est que les caractéristiques paysagères qui favorisent le contrôle biologique des pucerons du maïs varient durant l'été. Plus spécifiquement, la première hypothèse est qu'en début d'été, le contrôle biologique des populations de pucerons dépend très fortement de la présence et de la configuration spatiale des zones non cultivées. La deuxième hypothèse est qu'au milieu et à la fin de l'été, le contrôle biologique est influencé par la nature et la configuration spatiale des zones non cultivées, mais aussi des cultures annuelles.

Cette étude est présentée dans l'article suivant :

Roullé, N., Domon, G., Lucas, E. (accepté). Évolution temporelle des effets de la structure du paysage sur le contrôle biologique des pucerons du maïs.

Revue visée : Entomologie faunistique

CHAPITRE 1

Relative contribution of crop and noncrop habitats on the corn aphid populations in an agricultural landscape.

Nathalie Roullé, Eric Lucas et Gérald Domon

En préparation pour BioControl

Résumé

Le rôle déterminant de la structure du paysage agricole dans la répartition des populations d'insectes ravageurs est de plus en plus reconnu. Afin d'évaluer l'influence relative de la composition et de la configuration spatiale des habitats cultivés et non cultivés sur l'abondance des pucerons dans les champs de maïs, mais aussi de déterminer si les différentes espèces de pucerons du maïs sont influencées par les mêmes caractéristiques paysagères, les populations de 37 champs ont été suivies, de la fin juin à la mi-septembre en 2005 et 2006. Parallèlement, les habitats cultivés et non cultivés ont été caractérisés dans les secteurs paysagers de 500 m de rayon entourant chaque site d'échantillonnage. Une sélection de variables suivie d'une partition de la variation ont permis de déterminer puis de comparer l'effet des zones cultivées et non cultivées sur les populations de pucerons. L'étude montre que les zones non cultivées influencent plus fortement les populations de pucerons que les habitats cultivés. Cependant, les habitats cultivés exercent également une forte influence. Les secteurs paysagers qui fournissent des conditions défavorables aux populations de pucerons varient fortement entre les espèces. Les résultats de notre étude suggèrent donc que les projets d'aménagement du paysage agricole dans le but de limiter les populations de pucerons doivent prendre en compte la présence et la configuration spatiale des zones non cultivées, mais aussi celle des cultures. Par ailleurs, ces projets d'aménagement doivent être spécifiques à chaque espèce.

Mots clés : Structure du paysage, contrôle biologique, pucerons, *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum*, *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum maidis*, partition de la variation.

Abstract

The structure of agricultural landscapes is increasingly acknowledged as generating spatial variation in the abundance of pest populations. To investigate the relative contribution of the composition and spatial configuration of crop and noncrop habitats on corn aphids and to determine if different corn aphid species are influenced by the same landscape characteristics, the abundances of aphid species were monitored in 37 cornfields from late June to mid-September over a two-year period. Crop and noncrop habitats were characterized within a 500 m buffer surrounding each sampling site. A variable selection procedure, followed by a variation partitioning, was performed to determine and compare the influence of crop and noncrop habitats on aphid abundance. This study revealed that noncrop habitats influence the abundance of the corn aphids more than crop habitats. However, both crop and noncrop habitats account for a significant part of the variation of the population increase of aphids. Further, landscapes providing favourable conditions for aphid populations vary markedly among species. These results suggest that, in the goal of reducing aphid populations, landscape management should take into account not only the presence and the spatial arrangement of noncrop habitats, but also the nature and spatial arrangement of the crops. In addition, landscape management should be species-specific.

Keywords: Landscape structure, biological control, aphids, *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum*, *Sitobion avenae*, *Rhopalosiphum maidis*, variation partitioning.

1.1. Introduction

The composition and spatial configuration of the agricultural landscapes is increasingly recognized as an important factor determining spatial variation in the abundance of pest populations (Noma *et al.*, 2010 ; O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011 ; Zaller *et al.*, 2008). However, most studies have focused on the influence of crop proportion, noncrop proportion, or landscape diversity (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), and little is known about the effects of the various crop and noncrop habitats (woodlots, fallows, pastures, and field borders) on the pest density. Identifying the key landscape characteristics for populations and understanding the relative contribution of crop and noncrop habitats will provide useful information to improve the biological control of pest species.

Most studies on crop habitats have focused on the influence of the proportion of the crop host of the pest species (Parsa, Ccanto et Rosenheim, 2011 ; Zaller *et al.*, 2008). Contrary to the expectations from the resource concentration hypothesis (Root, 1973), which predicts herbivore densities to increase with increasing densities of their host plants, landscape-scale studies have usually shown a negative or null response of the pest populations to the increase of the presence of their crop host (Parsa Ccanto et Rosenheim, 2011 ; Perovic *et al.*, 2010 ; Zaller *et al.*, 2008). Up to now, little is known on the influence of the various crop hosts for the polyphagous species, although they may influence the reproductive rates of these pests (Lamb, MacKay et Migui, 2009). Furthermore, little is known about the influence of non-host crops on pest populations, and, most often, non-host crops have been viewed as homogeneous (Cronin et Reeve, 2005 ; Fahrig *et al.*, 2010).

The effects of the various noncrop habitats have been better studied than those of the crop habitats because noncrop habitats are expected to favour the pest control provided by natural enemies. Indeed, noncrop habitats provide over-wintering sites, alternative prey/host species, or alternative energy sources that are critical to sustaining populations of natural enemies (Hodek et Honek, 1996 ; Robinson *et al.*, 2008 ; Symondson, Sunderland et Greenstone, 2002). Nevertheless, noncrop habitats may also improve the survival of some pest species by

providing alternative host plants as well as over-wintering sites (Blackman et Eastop, 2000 ; Norris et Kogan, 2000). Contrary to the expectations, the previous studies on pest species have generally shown a positive or null effect of the proportion of noncrop habitats on pest density (Allen et Luttrell, 2009 ; Noma *et al.*, 2010 ; Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005). In the same way, the area of various noncrop habitats, grasses, pastures, or woodlots, has usually had a positive effect on pest density (Perovic *et al.*, 2010 ; Rusch *et al.*, 2013b ; Zaller *et al.*, 2008).

Corn aphids are important pests in cereals causing damage directly by sap feeding and indirectly by transmitting plant viruses (Dixon, 1987a). The four species found in cornfields in Quebec differ principally in the size of both wingless and winged individuals (Blackman et Eastop, 2000), their preferred location on the host plant (Blackman et Eastop, 2000 ; Coderre, Provencher et Tourneur, 1987), their spatial distribution in fields (Dean et Luuring, 1970 ; Klueken *et al.*, 2012 ; Olson et Andow, 2008), and the identity of the winter hosts (Blackman et Eastop, 2000). In spring or summer, the different species of corn aphids colonize wild and cultivated grasses (Blackman et Eastop, 2000). They develop in crop habitats (such as cereal crops and grasses for hay), but also in noncrop habitats (such as field edges, pastures, or fallows) (Blackman et Eastop, 2000). In autumn, most corn aphids migrate to their winter hosts located in noncrop habitats. The bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.), and the rose-grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker), overwinter as eggs in fallows or field borders because they target shrubs belonging to the *Rosaceae* family (the bird cherry-oat aphid on *Prunus virginiana* L. in North America and the rose-grain aphid on genus *Rosa*), while the grain aphid, *Sitobion avenae* (F.), overwinters on *Poaceae* in fallows, field borders, or pastures (Blackman et Eastop, 2000). The corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis* (Fitch), cannot survive outdoors in regions with severe winter climates, such as Quebec, and migrates each year from warmer regions (Blackman et Eastop, 2000 ; Richard et Boivin, 1994).

Landscape-scale studies have shown the value of studying the influence of landscape structures on aphid populations (Veres *et al.*, 2013). The aphid abundances in cereal fields are lower in landscapes with lower densities of winter hosts within a radius of 3 km (Klueken *et al.*, 2012), a high crop proportion within a radius between 1 and 3 km wide (Roschewitz *et*

al., 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005), and a high grassland and hedge proportion within a radius between 0.2 and 1.2 km wide (Alignier *et al.*, 2014). However, as the winter and the summer hosts of the corn aphid species are present in several habitats of the agricultural landscapes, more studies are required to better understand the influence of the various crop and noncrop habitats on their population density in cornfields. The identification of these specific key habitats will provide useful information to better control these pest species.

In this paper, we investigated the relative contribution of the composition and spatial configuration of crop and noncrop habitats on the different corn aphid species in an agricultural landscape of Quebec. The following questions were addressed: (1) Is aphid abundance in cornfields influenced more by surrounding crops or surrounding noncrop habitats? (2) Are the key landscape characteristics the same for the different species of corn aphids?

1.2. Methods

1.2.1. Study area

The study was conducted in the Assomption River watershed in the southwest of the province of Quebec, bordering the St. Lawrence River to the south (45°95' N, 73°58' O, figure 1.1). The landscape of the south of this watershed is diversified and typical of intensive agriculture in the St. Lawrence Lowlands region (Ruiz *et al.*, 2008). Arable land is dominated by corn, hay, soybean, and cereals. Four ecological units, or "Districts Écologiques", with different structures of landscape composition and spatial configuration were identified on the basis of the existing ecological classification, known as the "Cadre Écologique de Référence" (Beauchesne *et al.*, 1998), as well as on a preliminary study by Ruiz *et al.* (2008). The ecological units differ in their physical characteristics of the land (geology, geomorphology, pedology, and hydrography) and in their landscape structure (Ruiz *et al.*, 2008). First, the JAC ecological unit ("Monticule de Saint Jacques", 7846 ha) is a complex of ridges of morainic deposits dominated by medium-sized fields of annual crops. Second, the ESP unit

("Plaine Saint Esprit", 24710 ha) is a clayey plain largely dominated by large fields of annual crops. The third unit, JOL ("Plaine de Joliette", 15700 ha), is a sandy clayey plain dominated by annual crops with small fields. The fourth and final unit is ACH ("Terrasse l'Achigan-Ouareau", 21530 ha) is a sandy terrace with few annual crops and small crop fields. Among these ecological units, 17 sampling areas were selected in 2005 and 20 other sampling areas were selected in 2006 (9 in JAC, 12 in ESP, 8 in JOL, and 8 in ACH). All of the samples were located on fields of grain corn. The mean of the minimal distances between sampling areas was $1\,439\text{ m} \pm 646$ in 2005 and $1\,163\text{ m} \pm 429$ in 2006 and the maximum distance was 13 000 m to avoid climatic differences.

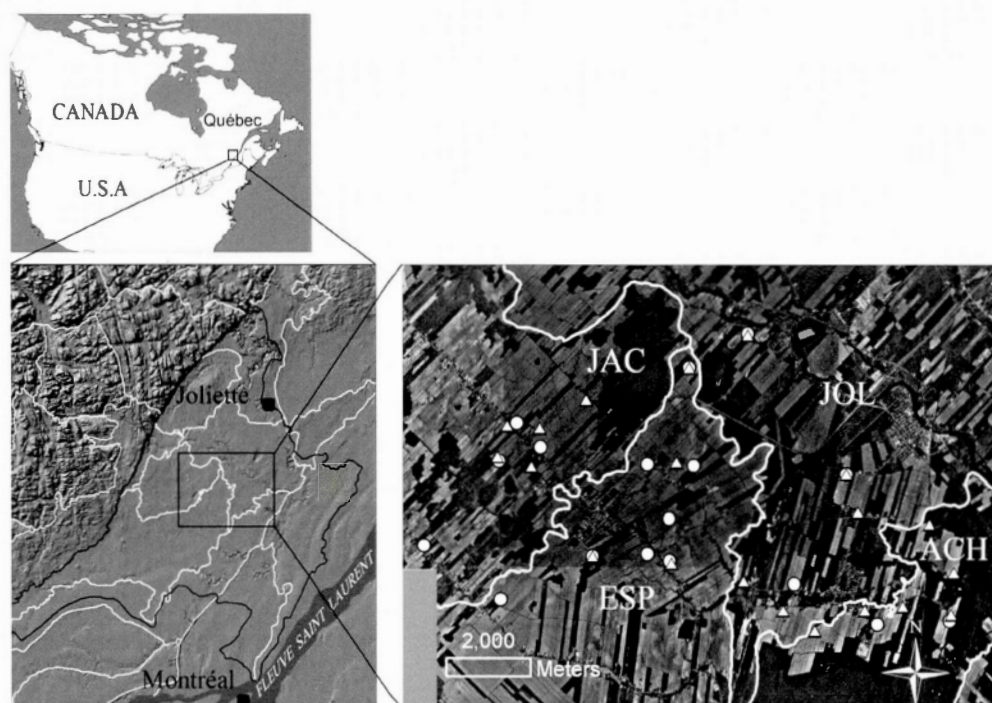


Figure 1.1: Location of the agricultural part of the Assomption River watershed (black line), the ecological units (white line), and the study area ($45^{\circ}95'$ N, $73^{\circ}58'$ O). The 4 ecological units of the study area were JAC: "Monticule de Saint Jacques"; ESP: "Plaine Saint Esprit"; JOL: "Plaine de Joliette"; and ACH: "Terrasse l'Achigan-Ouareau". The circles indicate the sampling areas surveyed in 2005 and the triangles indicate the sampling areas surveyed in 2006.

1.2.2. Aphid abundances

Aphid populations were monitored every two weeks from mid-June to mid-September in the specified sampling areas in 2005 and 2006. To standardize, these areas were of similar size (45 x 14 m) and were all located on the corner of cornfields. The sampled areas excluded a 20 m buffer zone to avoid edge effects (Klueken *et al.*, 2012). A linear sampling scheme on different rows was chosen in order to avoid biases due to the aggregative distribution of the aphids in the fields (Fievet *et al.*, 2007). The corn shoots inspected had never been visited before and were at a minimum distance of 5 m from the other inspected corn shoots. On the stem, leaves, and ears of 20 corn shoots per sampling area, the abundances of the bird cherry-oat aphid, rose-grain aphid, corn leaf aphid, and grain aphid were quantified. The aphids were identified using the identification guide of Blackman and Eastop (2000). Immature stages, apterous adults, and winged adults were summed for each species. As the corn of the sampled fields is intended for animal nutrition, no insecticides were sprayed during the study period.

1.2.3 Environmental variables

Landscape metrics were measured in circular landscape sectors within a radius of 500 m centered on each site (17 in 2005 and 20 in 2006) using FRAGSTATS® and ArcGis® (ESRI, 2003 ; McGarigal *et al.*, 2002). The scale used is appropriate for studying landscape effects on aphids, which respond to scales ranging from 500 m to 3 km radius (Klueken *et al.*, 2012 ; Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschardtke, 2005). This scale allowed direct observations of the nature of crop fields (similar observations for larger scales would have taken too long). This scale is also appropriate for landscape management by farmers. The landscapes covered a wide range of both landscape composition (area under different land uses and landscape diversity) and landscape configuration (spatial arrangement of land uses) in 2005 and 2006 (Table 1.1). Due to crop rotation, the fields differed from year to year, but the range of landscape composition and configuration of the circular landscape sectors

studied in 2005 and 2006 can be considered comparables because only the crop diversity changed over the 2-year period (higher crop diversity in 2005).

Perennial land uses were digitized from orthophotos (1998, pixel size: 0.5 m) and annual crops through direct observations. To consider the aphid hosts in the classification of the land use, a distinction was made between hay with or without grass because grass is considered to be a secondary host for corn aphids (Table 1.2). In order to reduce the risk of type 1 error in analysis, only land uses that represented more than 1 % of the total surface were kept. The crop habitats were characterized by 9 variables: corn area, soybean area, cereal area (wheat, barley or oat), hay area without grass (clover or alfalfa), hay area with grass (grass and clover or alfalfa), crop diversity (Shannon index, SHDI), mean size of cornfields, mean of shape index of cornfields, and mean of the Euclidean nearest-neighbour distance between cornfields. The noncrop habitats were characterized by 8 variables: woodlot area, fallow area, pasture area, density of field borders, noncrop diversity (Shannon index, SHDI), mean size of noncrop patches, mean of shape index of noncrop patches, and mean of Euclidean nearest-neighbor distance between noncrop patches. Total areas of land uses, crop diversity, and noncrop diversity were calculated using FRAGSTATS® whereas density of field borders, patch sizes, patch shapes, and distances between patches were calculated using ArcGis®. To measure density of field borders, the lengths of the field borders were summed and divided by the total crop area. Crop diversity and noncrop diversity were derived using the Shannon index based on the crop or noncrop types. For the crop diversity, all the crop types were considered (not only those that represented more than 1 % of the total surface). The mean size of cornfields, or of the noncrop patches, is the mean of the size of cornfields or noncrop patches within a radius of 500 m. To estimate patch shape, we used a shape index which corrects for the size problem of the perimeter-area ratio index by adjusting for a square (a maximally compact patch in a square raster format). This shape index equals the patch perimeter divided by the perimeter of a square with the same area as the patch. Intuitively, the larger the index is, the more the patches contain boundaries with respect to their patch area and the more they share borders with other land uses. The mean distance between cornfields, or between the noncrop patches, is the mean of the Euclidean nearest-neighbour

distance between cornfields, or between the noncrop patches, and provides information about the opportunity of migrations between these habitats.

Table 1.1: Crop and noncrop variables (mean \pm standard deviation) used in the analyses of the abundance of the four corn aphid species in 2005 and 2006.

	Variables	2005	2006
Crop	Corn area (%)	25.1 \pm 13.4	22.9 \pm 12.8
	Soy area (%)	11.0 \pm 11.4	6.3 \pm 8.1
	Cereal area (%)	7.2 \pm 5.6	7.7 \pm 9.3
	Hay area (without grass)(%)	4.8 \pm 7.4	1.2 \pm 3.4
	Hay area (with grass)(%)	5.4 \pm 7.1	9.8 \pm 9.8
	Crop diversity (Shannon)	1.09 \pm 0.37	0.81 \pm 0.38
	Cornfield size (ha)	7.2 \pm 3.4	6.7 \pm 3.2
	Cornfield shape	1.5 \pm 0.1	1.5 \pm 0.2
	Distance between cornfields (m)	46.7 \pm 55.0	74.0 \pm 113.3
Noncrop	Woodlot area (%)	8.7 \pm 14.1	12.2 \pm 14.4
	Fallow area (%)	1.4 \pm 2.8	4.2 \pm 6.3
	Pasture area (%)	4.5 \pm 7.2	4.7 \pm 5.8
	Field border density (m/ha)	150.2 \pm 39.9	152.6 \pm 40.9
	Noncrop diversity (Shannon)	0.39 \pm 0.37	0.30 \pm 0.33
	Noncrop patch size (ha)	14.6 \pm 30.7	15.5 \pm 22.0
	Noncrop patch shape	1.8 \pm 0.5	1.9 \pm 0.6
	Distance between noncrop patches (m)	269.9 \pm 359.2	157.4 \pm 295.6

Table 1.2: Crop and noncrop habitat classification according to the presence of winter (WH) and summer hosts (SH) of the four corn aphid species.

Habitats		Bird cherry-oat aphid	Rose-grain aphid	Grain aphid	Corn leaf aphid
Crop	Cornfields	SH	SH	SH	SH
	Cereal fields (wheat, oat, barley)	SH	SH	SH	SH
	Hay fields (with grass)	SH	SH	SH	SH
	Hay fields (without grass)				
	Soy fields				
Noncrop	Fallows	WH and SH	WH and SH	WH and SH	SH
	Field borders	WH and SH	WH and SH	WH and SH	SH
	Pastures	SH	SH	WH and SH	SH
	Woodlots				

1.2.4. Data analysis

For each field, the abundance of the four aphid species was calculated using the total number of individuals counted during the entire sampling season. Due to the exponential growth of the aphids, species abundance by shoot was transformed as follows: $N' = \log_{10}(N+1)$. This transformation is usual for aphid data (Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005). Because sampling sites were not the same in 2005 and 2006 (except for 5 sites), data from the two years were analysed separately. Analyses were performed using the R statistical language (R Development core team, 2011). Before analysing the aphid abundances, the possible spatial autocorrelation was evaluated for each aphid species using Moran's tests (Moran.I function in ape package). The abundance of bird cherry-oat aphids presented spatial autocorrelation in 2005, but not in 2006 ($I_{obs} = -0.14$, $I_{exp} = -0.06$, $p=0.02$). No significant autocorrelation was found for the other species.

First, the forward selection was used as a model selection procedure to select determining variables among the 9 crop variables and among the 8 noncrop variables on the abundance of the four aphid species (packfor package in R, forward selection with permutation tests based

on 999 permutations, p -value <0.05). As landscape variables are generally correlated, the selection procedure allowed for the production of a model containing only the variables that had a significant and independent effect on aphid abundance in each of the two sets of variables (crop and noncrop variables). Second, to compare the relative contribution of crop and noncrop variables on aphid abundance, the variation of species abundance was partitioned among crop and noncrop variables using a variation partitioning (varpart function in vegan package, see Peres-Neto *et al.*, 2006 for details). To reduce the collinearity within the two sets of variables, only the variables selected by the forward selection were used. As the four species abundance were analysed separately (one dependant variable by analysis), the partitioning were based on multiple regression. A histogram was made to present the results of the variation partitioning for each species. Finally, note that the presence of high correlations ($r>0.80$) of the selected variables with the other crop and noncrop variables was examined, but also with the agronomic characteristics of the sampling fields (crop rotation, corn borer resistance, herbicide resistance, insecticide-coated seeds, weeds control type, fertilisation type, amount of nitrogen fertilizers, and tillage type) and the sampling field characteristics (deposit type, size of the corn plants, precocity of development of corn plants, and percentage of weed cover ; see annexe III for details). Annexe V and VI present the correlations between the crop and noncrop variables, the sampling field characteristics, and the agronomic characteristics of the sampling fields.

1.3. Results

1.3.1. *Aphid abundances*

The aphid abundance per field (20 shoots per field) throughout the entire season varied from 6 to 13,026 in 2005 and from 5 to 22,165 in 2006. In the 37 cornfields, a mean of $3,138 \pm 4,679$ bird cherry-oat aphids ($3,561 \pm 4,241$ in 2005 and $2,778 \pm 5,103$ in 2006), 389 ± 969 rose-grain aphids ($687 \pm 1,383$ in 2005 and 136 ± 141 in 2006), 38 ± 128 corn leaf aphids (21 ± 73 in 2005 and 53 ± 161 in 2006), and 19 ± 34 grain aphids (15 ± 40 in 2005

and 23 ± 27 in 2006) were found. The distribution of the four species between the fields was not similar (abundance was not correlated in 2005 and was not highly correlated in 2006, see annexe II). The rose-grain aphid rapidly increased in abundance and reached a high population density in the middle of the summer, whereas the bird cherry-oat aphid and the corn leaf aphid reached a high population density in late summer. The population of the grain aphid reached a high density in the middle of the summer and late summer in 2005 and in late summer in 2006. Bearing in mind that the corn leaf aphid was only present in three fields in 2005, its abundance was only analysed in 2006.

1.3.2. Relative contribution of crop and noncrop habitats

The relative contribution of crop and noncrop habitats varied between species (Figure 1.2). The noncrop habitats influenced the aphid abundance in cornfields more than the crop habitats for the bird cherry aphid (32 % in 2005 and 55 % in 2006, adjusted R^2), the rose-grain aphid (15 % in 2006), and the grain aphid (55 % in 2006). However, the crop variables accounted for a significant part of the variation in the population abundance for the bird cherry aphid (45 % in 2006), the corn leaf aphid (43 % in 2006), and the grain aphid (38 % in 2006).

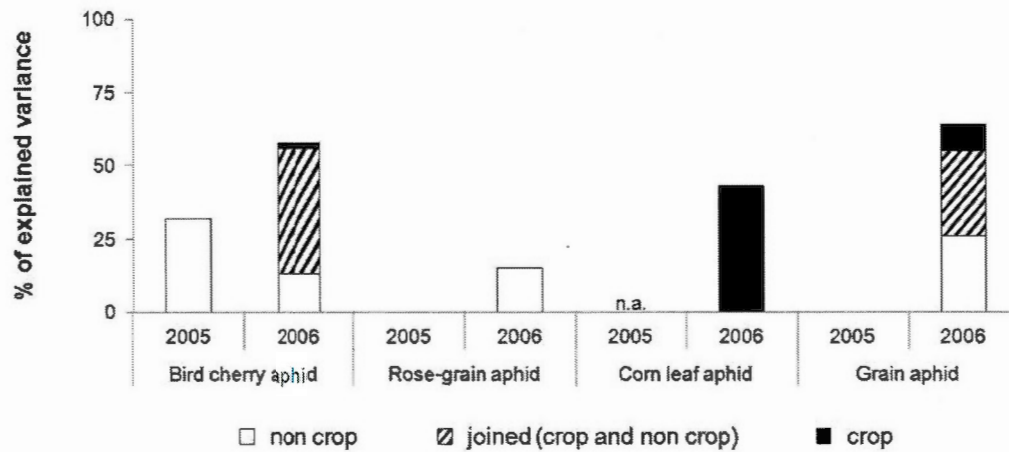


Figure 1.2: Partitioning analyses showing the independent and joined effects (shown as percentage of the total explained variation, adjusted R²) of the crop and noncrop variables for the abundance of the four aphid species. Only the variables selected by the forward selection were used in the variation partitioning. n.a.: The abundance of the corn leaf aphid was not analysed in 2005 because this species was only present in three fields.

1.3.3. Crop variables

The abundance of the bird cherry-oat aphid, the corn leaf aphid, the grain aphid was lower in landscape sectors of compact-shaped cornfields in 2006 (Table 1.3 and figure 1.3). The abundance of the grain aphid was also lower in landscape sectors where there is more cereal in 2006.

Table 1.3: Selected explanatory variables for each of the four aphid species in 2005 and 2006 (forward selection, p-value <0.05). n.s.: No selected variable. n.a.: The abundance of the corn leaf aphid was not analysed in 2005 because this species was only present in three fields.

Noncrop variables		F	Slope	Standard error	Standard p	adj R ²	Crop variables	F	Slope	Standard error	Standard p	adj R ²	
Bird cherry-oat aphid													
2005	Fallow area	8.5	-7.10	2.43	0.002	0.32	n.s.						
2006	Pasture area	10.5	3.16	0.92	0.007	0.33	Corn field shape	16.5	79.17	19.54	0.001	0.45	
	Diversity	5.3	-38.30	12.25	0.033	0.13							
	Edge density	4.8	0.23	0.11	0.041	0.09							
Rose-grain aphid													
2005	n.s.						n.s.						
2006	Patch shape	4.4	-7.55	3.59	0.048	0.15	n.s.						
Corn leaf aphid													
2005	n.a.						n.a.						
2006	n.s.						Corn field shape	14.9	2.98	2.16	0.001	0.43	
Grain aphid													
2005	n.s.						n.s.						
2006	Edge density	15.2	0.05	0.01	0.001	0.43	Corn field shape	5.0	6.56	2.06	0.035	0.17	
	Patch shape	6.1	-1.68	0.68	0.023	0.12	Cereal area	7.1	-0.17	0.07	0.021	0.21	

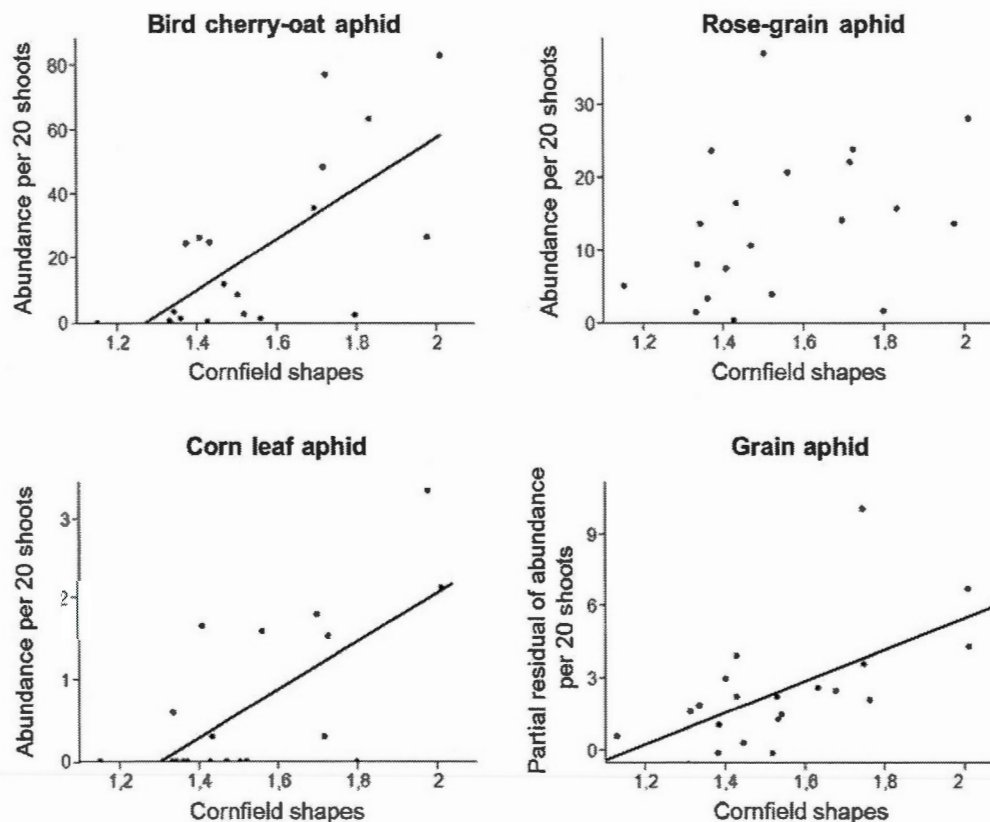


Figure 1.3: Abundance of the four aphid species in relation to the mean of the cornfield shapes in landscape sectors within a radius of 500 m in 2006. For each field, the aphid abundance of the 20 shoots was log10-transformed and summed across the season. Regression lines: $p < 0.05$.

1.3.4. Noncrop variables

The abundance of the bird cherry-oat aphid was lower in landscape sectors where there are more fallows in 2005, and in landscape sectors with less pastures, a small density of field borders, and high noncrop diversity in 2006 (Figure 1.4). Note that in 2006, noncrop diversity was positively correlated with the area under fallows ($r = 0.81$, $p = 0.001$). Regarding the rose-grain aphid, its abundance was lower in landscape sectors with more noncrop patches having

complex shapes in the landscape sectors in 2006. Finally, the abundance of the grain aphid was lower in landscape sectors with a small density of field borders and more noncrop patches with complex shapes in 2006.

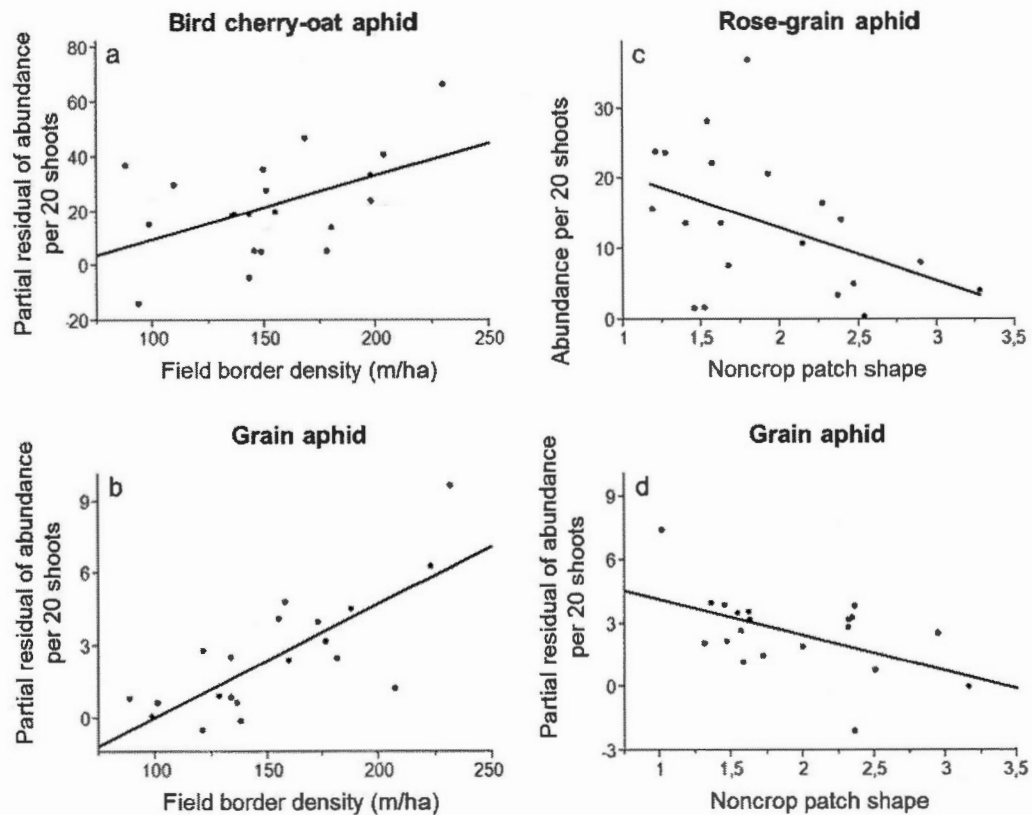


Figure 1.4: Abundance of (a) the bird cherry-oat aphid and (b) the grain aphid in relation to the field border density in landscape sectors within a radius of 500 m in 2006. Abundance of (c) the rose-grain aphid and (d) the grain aphid in relation to the mean of the noncrop patch shapes in landscape sectors within a radius of 500 m in 2006. For each field, the aphid abundance of the 20 shoots was log10-transformed and summed across the season. Regression lines: $p < 0.05$.

1.4. Discussion

This study revealed that both crop and noncrop habitats account for a significant part of the variation in the aphid abundances, suggesting a determinant role of the presence and the spatial arrangement of these two habitat types for the corn aphid distribution in agricultural landscapes. In addition, the relative contribution of crop and noncrop habitats, as well as the specific key landscape characteristics, varies according to species. This indicates that the landscape providing favourable conditions for aphid populations can vary markedly among pest species.

1.4.1. Crop habitats

If most studies on insect and other species have focused on the influence of crop proportion or noncrop proportion (Chaplin-Kramer *et al.*, 2011 ; Veres *et al.*, 2013), few studies have quantified the effects of various crop habitats. These studies have suggested the influence of various crops on birds, insects, and spiders (Billeter *et al.*, 2008 ; Piha *et al.*, 2007). The present study on four aphid species revealed the significant influence of crop habitats. Even if most of the aphids colonizing the cornfields in spring or early summer come from the noncrop habitats where they overwinter, both the composition and the spatial configuration of the crop habitats had a significant effect on the size of the aphid populations (the composition influenced one aphid species and the spatial configuration, three aphid species). First, the abundance of three of the four corn aphid species, the bird cherry-oat aphid, the corn leaf aphid, and the grain aphid, increased in landscapes made up of cornfields that were complex in shape. Bearing in mind that the shape index of the cornfields was not highly correlated with the border density ($r=0.38$, $p=0.078$ in 2006) and had a stronger association (higher adjusted R^2) than the border density on two of the three concerned aphid species, this suggests that the aphid populations were influenced by the shape of the cornfields and not only by the presence of grassy or woody strips between fields. The fields with complex shapes (i.e., more edges) would be more susceptible to aphid colonisation than compact fields. Indeed, the highest densities of the bird cherry-oat aphid, the grain aphid, and the corn

leaf aphid are found most often at the field perimeter (Dean et Luuring, 1970 ; Klueken *et al.*, 2012 ; Olson et Andow, 2008). Second, the abundance of grain aphids in cornfields decreased when less area was planted in cereal crops, which are summer hosts for this species (Blackman et Eastop, 2000). This result suggests that the winged grain aphids colonize the cornfields less when the agricultural landscape is dominated by cereal crops, probably due to their preference for cereal fields. Indeed, airborne aphids are known to be responsive to the hue of the host plants for landing (Pettersson, Tjallingii et Hardie, 2007). Finally, as shown for most pest species of cotton and oilseed rape (Perovic *et al.*, 2010 ; Zaller *et al.*, 2008), the number of aphids in cornfields was not significantly influenced by the proportion of corn in the landscapes. We interpret this result to show that, during the summer, few winged corn aphids migrated from the closeby cornfields (in the 500 m radius) to the studied sampling areas.

1.4.2. Noncrop habitats

Studies have shown the importance of noncrop habitats for agricultural fauna (Billeter *et al.*, 2008 ; Schmidt et Tschamntke, 2005b). In spite of the variability of the results between the two years, the present study confirms this importance for corn aphids. Both the composition and the spatial configuration of the noncrop habitats had a significant effect on the population number of aphids. First, the presence of noncrop habitats with complex shapes (i.e., more edges) seemed to limit the abundance of the rose-grain aphid and the grain aphid. As they share more frontiers with the fields, the noncrop habitats with complex shapes would facilitate the migration of natural enemies to the fields and probably result in the control of aphid populations. Then, the diversity of the noncrop habitats appeared to limit the abundance of the bird cherry-oat aphid. This finding is consistent with the theoretical prediction of Altieri (1999), whereas in an agroecosystem, the diversity of vegetation around the crops contributes to the suppression of undesirable organisms in crops. Previous studies have also suggested that landscapes consisting of a more diverse assortment of land-cover types were associated with lower phytophagous populations (Gardiner *et al.*, 2009a ; Noma *et*

al., 2010). Note that since the noncrop diversity was highly correlated with fallow areas in 2006 ($r=0.81$, $p=0.001$), our study does not allow for the identification of which of these two variables influences the abundance of the bird cherry-oat aphid in 2006.

Previous studies have suggested that German wheat fields with an abundance of noncrop habitats within a 1-3 km radius presented more aphids (Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschardt, 2005). In our study, the presence of some noncrop habitats limited the abundance of aphids, whereas the presence of others favoured their abundance. Thus, pastures and field borders seemed to be a source of aphids for the corn fields. Indeed, in these habitats, there are grasses (e.g., species of the genus *Poa*) that are summer and winter hosts of the grain aphid as well as summer hosts of the bird cherry-oat aphid. Likewise, in some field borders, there are shrubs of chokecherry (*Prunus virginiana* L.) (de Blois, Domon et Bouchard, 2002), which are winter hosts of the bird cherry-oat aphid (Blackman and Eastop 2000). Finally, some noncrop habitats seem to limit the abundance of aphids. Thus, the fallows seemed to favour the natural control of the bird cherry-oat aphid despite the presence of their winter and summer hosts. This result suggests that the fallows provided more natural enemies than aphids to the surrounding cornfields. Because the fallows are less intensively used, the predators therein were likely more abundant and diversified (Attwood *et al.*, 2008).

1.4.3. Differences on the effects of the landscape structure between species

The habitats of the circular landscape sectors of a 500 m radius influenced the four species differently and this could partly explain why these species were not identically distributed among fields (abundance not highly correlated). As previously observed for the ladybird family (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002 ; Maisonhaute et Lucas, 2011), our results suggest that agricultural habitats can influence the species of the same family and guild in quite different ways. For example, the presence of pastures in the surrounding areas favours the presence of the twelve-spotted ladybird (*Coleomegilla maculata*) in cornfields, whereas it limits the presence of the seven-spot ladybird (*Coccinella septempunctata*) (Elliott *et al.*, 2002). In the

present study, the noncrop habitats that include winter or summer hosts had only a positive effects on the field abundance of the bird cherry-oat aphid and the grain aphid (pasture and border density for the bird cherry-oat aphid; border density for the grain aphid). This result suggests that the migrants of these two species came mostly from noncrop habitats within the circular landscape sectors (in the 500 m radius), whereas the rose-grain aphid and the corn leaf aphid were generally from more distant habitats than those examined in the present study. Indeed, the rose-grain aphid invests in long distance dispersers since it produces large winged individuals (Blackman et Eastop, 2000), while the corn leaf aphid is known to colonize the cornfields from distant habitats because it cannot overwinter in Quebec (Richard et Boivin, 1994). The present study also suggests that noncrop habitats influence aphid control provided by natural enemies for three of the aphid species because the aphid density decreased in cornfields within landscapes with an abundance of fallows, diversified noncrop habitats, or more frontiers shared between the noncrop habitats and the fields. The only species that was not influenced by these landscape characteristics is the corn leaf aphid. However, the colonies of this species are frequently hidden in the corn ear, which would protect them from natural enemies (Coderre, Provencher, et Tourneur, 1987).

1.4.4. Differences on the effects of the landscape structure between years

Marked yearly changes in the effects of landscape structure on aphids are revealed by the present study. The landscape structure of the circular sectors within the 500 m radius explained a greater part of the variation in aphid abundance in 2006 than in 2005. Thus, the number of aphid or natural enemy migrants from habitats of the circular landscape sectors seemed to vary between years. Comparable yearly changes in the distance from source populations of migrants to cornfields have been already mentioned by Vialatte *et al.* (2007). Finally, the present study suggests that the most influential habitats of the circular landscape sectors of 500 m radius changed between the two years. This finding is consistent with previous studies (Prasifka, Heinz et Minzenmayer, 2004 ; Schmidt et Tscharnke, 2005a) and is probably attributable to changes of the species' relative abundances in communities between years (Elliott *et al.*, 2002 ;

Magura, Tothmeresz et Molnar, 2001). These changes in the insect communities may lead to a varying number of migrating aphids and natural enemies to the cornfields. As a result of these yearly changes, longer studies on the landscape effect on these phytophagous insects are required to verify the results of this two-year study.

We conclude that the presence, nature, and spatial configuration of noncrop and crop habitats are key landscape characteristics for aphid abundance in cornfields. Therefore, in the goal of reducing aphid populations, landscape management should take into account not only the presence and the spatial arrangement of noncrop habitats, but also the nature and spatial arrangement of the crops. Further, as the presence of some noncrop habitats limited the abundance of aphids, whereas the presence of others favoured their abundance, the nature of the noncrop habitats must be considered in management recommendations. Finally, the present study showed that the provision of favourable conditions for aphid populations by landscapes can vary markedly among pest species, thereby supporting the idea that the landscape management should be species-specific.

References

- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A. et Ouin, A. (2014). The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, 77, 76-82.
- Allen, K.C. et Luttrell, R.G. (2009). Spatial and temporal distribution of heliothines and tarnished plant bugs across the landscape of an Arkansas farm. *Crop Protection*, 28(9), 722-727.
- Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 19-31.
- Attwood, S.J., Maron, M., House, A.P.N. et Zammit, C. (2008). Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 585-599.
- Beauchesne, P., Côté, M.J., Allard, S., Ducruc, J.P. et Lachance, Y. (1998). *Atlas écologique du bassin versant de la rivière l'Assomption. La partie des Basses Terres du saint Laurent*. Rapport d'expertise de la Direction de la conservation et du patrimoine écologique et environnement canada, Ministère de l'environnement et de la Faune du Québec.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekoetter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M. et Edwards, P.J. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 141-150.
- Blackman, R.L. et Eastop, V.F. (2000). *Aphids on the world's crops. An identification and information guide*. New York: John Wiley and Sons. 466 pages.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J. et Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9), 922-932.
- Coderre, D., Provencher, L. et Tourneur, J.C. (1987). Oviposition and niche partitioning in aphidophagous insects on maize. *Canadian entomologist* 119(2), 195-203.
- Cronin, J.T. et Reeve, J.D. (2005). Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1578), 2225-2235.
- de Blois, S., Domon, G. et Bouchard, A. (2002). Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation*, 105(3), 355-367.

- Dean, G.J. et Luuring, B.B. (1970). Distribution of aphids in cereal crops. *Annual Applied Biology*, 66, 485-496.
- Dixon, A.F.G. (1987a). Cereal aphids as an applied problem. *Agricultural Zoology Reviews*, 2, 1-57.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W. et Beck, D.A. (2002). Effect of aphids and the surrounding landscape on the abundance of Coccinellidae in cornfields. *Biological Control*, 24(3), 214-220.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Michels, G.J. et Giles, K.L. (2002). Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, 31(2), 253-260.
- ESRI (2003). ArcGis. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M. et Martin, J.L. (2010). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscape. *Ecology Letters*, 14(2), 101-112.
- Fievet, V., Dedryver, C.A., Plantegenest, M., Simon, J.C. et Outreman, Y. (2007). Aphid colony turn-over influences the spatial distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* over the wheat growing season. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(2), 125-134.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., Wayo, M.T., Schmidt, N.P., Mueller, E.E. et Heimpel, G.E. (2009a). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19(1), 143-154.
- Hodek, I. et Honek, A. (1996). *Ecology of Coccinellidae*. Netherland: Kluwer Academic Publishers. 464 pages.
- Klueken, A.M., Simon, J.C., Hondelmann, P., Mieuze, L., Gilabert, A., Poehling, H.M. et Hau, B. (2012). Are primary woody hosts 'island refuges' for host-alternating aphids and important for colonization of local cereals? *Journal of Applied Entomology*, 135(5), 347-360.
- Lamb, R.J., MacKay, P.A. et Migui, S.M. (2009). Measuring the performance of aphids: fecundity versus biomass. *Canadian Entomologist*, 141(4), 401-405.
- Magura, T., Tothmeresz, B. et Molnar, T. (2001). Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation*, 10(2), 287-300.
- Maisonhaute, J.E. et Lucas, E. (2011). Influence of landscape structure on the functional groups of an aphidophagous guild: active-searching predators, furtive predators and parasitoids. *European Journal of Environmental Sciences*, 1(1), 41-50.

- McGarigal, K. , SA. Cushman, MC. Neel et E. Ene (2002). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts. Amherst, Massachusetts.
- Noma, T., Gratton, C., Colunca-Garcia, M., Brewer, M.J., Mueller, E.E., Wyckhuys, K.A.G., Heimpel, G.E. et O'Neal, M.E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology*, 39(1), 31-41.
- Norris, R.F. et Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science*, 48(1), 94-158.
- O'Rourke, M.E., Rienzo-Stack, K. et Power, A.G. (2011). A multi-scale, landscape approach to predicting insect populations in agroecosystems. *Ecological Applications*, 21(5), 1782-1791.
- Olson, D. et Andow, D. (2008). Patch edges and insect populations. *Oecologia*, 155(3), 549-558.
- Parsa, S., Ccanto, R. et Rosenheim, J.A. (2011). Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture. *Ecological Applications*, 21(2), 539-546.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. et Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614-2262.
- Perovic, D.J., Gurr, G.M., Raman, A. et Nicol, H.I. (2010). Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: A cost-distance approach. *Biological Control*, 52(3), 263-270.
- Pettersson, J., Tjallingii, W.F. et Hardie, J. (2007). Host-plant selection and feeding. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 87-113). Harpenden, UK: CABI.
- Piha, M., Tiainen, J., Holopainen, J. et Vepsäläinen, V. (2007). Effects of land-use and landscape characteristics on avian diversity and abundance in a boreal agricultural landscape with organic and conventional farms. *Biological Conservation*, 140(1-2), 50-61.
- Prasifka, J.R., Heinz, K.M. et Minzenmayer, R.R. (2004). Relationships of landscape, prey and agronomic variables to the abundance of generalist predators in cotton (*Gossypium hirsutum*) fields. *Landscape Ecology*, 19, 709-717.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Richard, C. et Boivin, G. (1994). *Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada*. Ottawa: Société canadienne de phytopathologie et la Société d'entomologie du Canada. 590 pages.

- Robinson, K.A., Jonsson, M., Wratten, S.D., Wade, M.R. et Buckley, H.L. (2008). Implications of floral resources for predation by an omnivorous lacewing. *Basic and Applied Ecology*, 9(2), 172-181.
- Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43(1), 95-124.
- Roschewitz, I., Hucker, M., Tscharnke, T. et Thies, C. (2005). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 108(3), 218-227.
- Ruiz, J., Domon, G., Lucas, E. et Côté, M.-J. (2008). Vers des paysages multifonctionnels en zone d'intensification agricole : une recherche interdisciplinaire au Québec (Canada). *Revue Forestière Française*, 60, 589-602.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P. et Roger-Estrade, J. (2013b). Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 166, 118-125.
- Schmidt, M.H. et Tscharnke, T. (2005a). Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography*, 32, 467-473.
- Schmidt, M.H. et Tscharnke, T. (2005b). The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 105, 235-242.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. et Greenstone, M.H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561-594.
- Thies, C., Roschewitz, I. et Tscharnke, T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1559), 203-210.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C. et Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, 110-117.
- Vialatte, A., Plantegenest, M., Simon, J.C. et Dedryver, C.A. (2007). Farm-scale assessment of movement patterns and colonization dynamics of the grain aphid in arable crops and hedgerows. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(4), 337-346.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C. et Frank, T. (2008). Insect pests in winter oilseed rape affected by field and landscape characteristics. *Basic and Applied Ecology*, 9(6), 682-690.

Le chapitre 1 a permis de montrer que la densité des pucerons dans les champs de maïs dépend fortement de la structure du paysage des secteurs de 500 m dans lesquels ils sont inclus. En particulier, cette étude a mis en évidence que parmi les habitats composant ces secteurs paysagers, tant les habitats cultivés que non cultivés influencent les populations. Par ailleurs, les quatre espèces de pucerons répondent différemment aux caractéristiques paysagères. Afin de déterminer si la structure du paysage influence également les populations de prédateurs, dans le chapitre 2, nous nous sommes intéressés à la présence de prédateurs dans les champs de maïs en fonction de la structure du paysage et de la densité de pucerons dans ces champs.

CHAPITRE 2

Combined effect of the aphid abundances and landscape structure on the predator abundances.

Nathalie Roullé, Gérald Domon Pierre Drapeau et Eric Lucas

En préparation pour Agriculture Ecosystems & Environment

Résumé

Dans cette étude, l'hypothèse suivante a été testée : l'abondance en prédateurs dans les champs est déterminée par 1) la densité en proies, et par 2) les caractéristiques du paysage qui peuvent faciliter ou ralentir leur immigration. Plus spécifiquement, l'abondance des prédateurs en champs de maïs augmente avec la présence de pucerons, mais aussi avec la présence de zones non cultivées, de cultures autres que le maïs et de champs de grandes tailles. En 2005 et 2006, les abondances en prédateurs et en pucerons ont été suivies dans 37 champs de maïs, de la fin juin à la mi-septembre. Seize variables explicatives décrivant la composition et la configuration spatiale du paysage (500 m de rayon) ainsi que les abondances en puceron ont été utilisées pour construire un modèle de régression multiple décrivant l'abondance de chaque prédateur dans les champs. La contribution relative des abondances en pucerons et de la structure du paysage ont été comparées, par la suite, grâce à des analyses de partition de la variation. Cette étude a montré que l'influence relative de l'abondance en pucerons et de la structure du paysage sur l'abondance des prédateurs diffèrent fortement selon les groupes de prédateurs. En accord avec notre prédiction, l'abondance en pucerons et la structure du paysage déterminent l'abondance des neuroptères alors que seule l'abondance en pucerons détermine l'abondance des coccinelles et seule la structure du paysage, celle des cécidomyies. Nos résultats indiquent que la présence de grands champs favorise l'abondance des cécidomyies probablement car les champs de grande taille sont plus faciles à détecter par les immigrants, mais aussi, car ils leurs permettent de trouver plus de proies sans devoir changer de champ. Toutefois, la taille des champs ne semble pas influencer les autres groupes de prédateurs. Enfin, notre étude ne révèle pas d'effet de la présence d'habitats non cultivés et de cultures autres que le maïs sur l'abondance des prédateurs, probablement car ces habitats n'ont qu'une influence temporaire qui n'a pu être montrée par cette étude sur l'ensemble de l'été.

Mots clés : Réponse numérique, coccinelles, *C. maculata*, *H. axyridis*, cécidomyies, neuroptères, pucerons.

Abstract

In this study, the following hypothesis was tested: the predator abundance in fields is determined by 1) the prey density and by 2) the landscape characteristics that facilitate or impede their immigration. We predicted that predator abundance in crop fields increases with aphid abundance as well as with the presence of noncrop habitats, crops other than corn, and large cornfields. In 2005 and 2006, abundance of aphidophagous predators and aphids were monitored in 37 cornfields from late June to mid-September. We used sixteen explanatory variables describing the composition and spatial configuration of the landscape within 500 m of the cornfields, as well as aphid abundance, as predictor variables to construct multiple regression models to describe the abundance of each group of aphidophagous predators. Then, we compared the relative contribution of aphid abundance and landscape structure on the predator abundances using variation partitioning analyses. We demonstrated that the influence of aphid density and landscape structure on the predator abundance in cornfields differs greatly between predator groups. As per our prediction, both the aphid density and the landscape structure determined the Neuroptera abundance. However, only the aphid density determined the Coccinellidae abundance while only the landscape structure determined the Cecidomyiidae abundance. As predicted, the presence of large cornfields seems to facilitate the Cecidomyiidae abundance, probably because large fields are easier to detect by immigrants and allow immigrants to find more prey without moving between fields. The cornfield size did not seem to influence the two other groups. Finally, the presence of noncrop habitats or crops other than corn did not seem to facilitate the abundance of Coccinellidae, Cecidomyiidae, and Neuroptera, suggesting that these habitats likely have a temporary beneficial influence that was not shown by this study in the full summer.

Keywords: Numerical response, Coccinellidae, *C. maculata*, *H. axyridis*, Cecidomyiidae, Neuroptera, Aphididae.

2.1. Introduction

The numerical response of predators (changes in predator density as a function of changes in prey density) contributes to the control of pest insects in agricultural crops (Bayliss et Choquenot, 2002 ; Elliott *et al.*, 2002). In areas where prey density is high, the abundance of predators depends on their population growth and on immigration from surrounding habitats (Elliott et Kieckhefer, 2000). Thus, various habitats of the landscape can be sources or sinks of migrant predators. They can also facilitate or impede the dispersion of predators (Cronin et Reeve, 2005 ; Ricketts, 2001).

Aphids are consumed by at least 12 families of predatory aphidophage (Lucas, 2005). In some families of insect (e.g. Coccinellidae, Hemerobiidae) both the larvae and the adults are predaceous on aphids, whereas in other families (e.g., Cecidomyiidae, Chrysopidae except the genus *Chrysopa*), only the larvae are predaceous (Hodek et Honek, 1996 ; Nijveldt, 1988 ; Stelzl et Devetak, 1999). In the latter case, the adults feed on pollen, nectar, or honeydew (Nijveldt, 1988 ; Wratten *et al.*, 2003) and depend on habitats with flowers. To locate the aphid populations, the aphidophagous predators use a variety of sensory cues emanating from the host plant of the aphid or from the aphid itself (Hatano *et al.*, 2008). Aggregation by aphidophagous predators in patches of aphids in the fields has frequently been observed (Kovanci, Kovanci et Gencer, 2007 ; Schellhorn et Andow, 2005). In some families (e.g., Coccinellidae), both the larvae and the adults respond numerically to aphid density (Elliott et Kieckhefer, 2000).

Agricultural landscapes are mosaics of crop and noncrop habitats. The effects of the structure of the agricultural landscape (composition and spatial configuration) on the distribution of insect predators have mostly been studied on some predatory families such as the Coccinellidae (Coleoptera), the Carabidae (Coleoptera), and the Syrphidae (Diptera) (Bianchi, Booij et Tschamtké, 2006 ; Billeter *et al.*, 2008 ; Gardiner *et al.*, 2009b ; Hendrickx *et al.*, 2007 ; Schweiger *et al.*, 2007), while there is no, or only scarce, information on others families such as the Chrysopidae (Neuroptera), the Hemerobiidae (Neuroptera), or the

Cecidomyiidae (Diptera). Studies on Coccinellidae, Carabidae, and Syrphidae focus mainly on the important role of noncrop habitats for the survival of predators (Bianchi, Booij et Tschamtker, 2006 ; Werling et Gratton, 2008) because noncrop habitats provide overwintering sites, alternative prey species, or alternative energy sources that are critical to sustaining predator populations (Hodek et Honek, 1996 ; Robinson *et al.*, 2008 ; Symondson, Sunderland et Greenstone, 2002). Generally, the diversity of these families increases with the proportion of noncrop habitats in the surrounding landscape (Billeter *et al.*, 2008 ; Kleijn et van Langevelde, 2006 ; Maisonhaute, Peres-Neto et Lucas, 2010 ; Werling et Gratton, 2008). However, each species responds differently to the presence of noncrop habitats (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002 ; Elliott *et al.*, 2002). For example, pastures favour the presence of *Hippodamia tredecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae), while they limit the presence of *Coleomegilla aculate* (Coleoptera: Coccinellidae) (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002). If the effects of various noncrop habitats have received extensive attention for some predatory families, the effects of crop habitat types remain poorly examined. In most studies, the crop area is viewed as homogeneous (Kindlmann, Aviron et Burel, 2005), whereas the agricultural landscape is composed of various crops, each of which can facilitate or limit population growth and dispersion of organisms (Cronin et Reeve, 2005 ; Ricketts, 2001). Thus, as previously shown for phytophagous insects (Parsa, Ccanto et Rosenheim, 2011 ; Roullé, Domon et Lucas, chapitre 1 de cette thèse), the study of Prasifka, Heinz et Minzenmayer (2004) suggests that crop habitats can influence predator abundance. In their study, the number of predators in cotton fields is positively related with the area of grain sorghum within 1.6 km of focal fields. Indeed, the presence of crops other than the host crop for a phytophagous species could provide alternative preys and energy sources which could enhance the survival of predators when phytophagous are scarce in host crops. Furthermore, the size of the crop fields can also influence predator distribution because large fields may be more easily detected than small ones by predators and may allow them to find more prey without having to move between fields. Considering the limited number of studies on noncrop habitats for some predatory families and on crop habitats for all families, there is a need for improved quantification of the effects of various crop and noncrop habitats on predator abundance in fields.

In this study, the following hypothesis was tested: the predator abundance in fields is determined by 1) the prey density and by 2) the landscape characteristics that facilitate or impede their immigration. More specifically, we predicted that the predator abundance in crop fields increases with aphid abundance as well as with the presence of noncrop habitats, crops other than corn, and large cornfields.

2.2. Methods

2.2.1. *Study area*

This study was conducted in 37 sites across a gradient of both landscape composition (area under different land uses and landscape diversity) and landscape configuration (spatial arrangement of land uses) in the southern part of the Assomption River watershed (southwest of the province of Quebec, bordering the St. Lawrence River, 45°95' N, 73°58' O) in the summers of 2005 and 2006 (Figure 2.1 and table 2.1). The landscape of the southern part of this watershed is diversified and representative of intensive agriculture in the St. Lawrence Lowlands region (Ruiz et Domon, 2005). Arable land is dominated by corn, hay, soybean and cereals. All sampling areas were located in fields of grain corn. The mean of the minimal distances between sampling areas was $1439 \text{ m} \pm 646$ in 2005 and $1163 \text{ m} \pm 429$ in 2006. The maximum distance was 13 000 m to control for climatic differences. No insecticides were sprayed in the sampled cornfields as the grain corn is intended for animal nutrition.

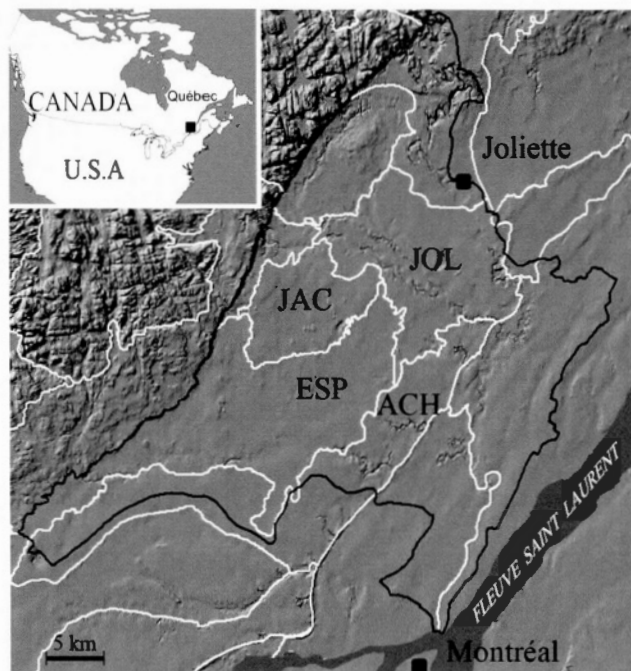


Figure 2.1: Location of the agricultural portion of the Assomption River watershed (black line) and the ecological units (white line). The 4 ecological units of the study area are: JAC: “Monticule de Saint-Jacques”; ESP: “Plaine Saint Esprit”; JOL: “Plaine de Joliette”; and ACH: “Terrasse l'Achigan-Ouareau.”

Table 2.1: Mean and standard deviation of variables used in the multiple regression models of 2005 and 2006.

Variables		2005	2006
Predators	Abundance of <i>C. maculata</i> (mean per field)	24.5 ± 10.7	13.3 ± 5.6
	Abundance of <i>H. axyridis</i> (mean per field)	12.9 ± 21.9	1.0 ± 1.3
	Abundance of Cecidomyiidae (mean per field)	5.1 ± 10.9	2.3 ± 6.5
	Abundance of Neuroptera (mean per field)	4.8 ± 3.1	1.7 ± 2.5
Aphids	Abundance of aphids (mean per field)	4284 ± 4176	2989 ± 5269
Landscape	Corn area (%)	25.1 ± 13.4	22.9 ± 12.8
	Soybean area (%)	11.0 ± 11.4	6.3 ± 8.1
	Cereal area (%)	7.2 ± 5.6	7.7 ± 9.3
	Hay area (%)	10.2 ± 12.5	11.0 ± 11.0
	Woodlot area (%)	8.7 ± 14.1	12.2 ± 14.4
	Fallow area (%)	1.4 ± 2.8	4.2 ± 6.3
	Pasture area (%)	4.5 ± 7.2	4.7 ± 5.8
	Border density (m/ha)	150.2 ± 39.9	152.6 ± 40.9
	Crop diversity (Shannon)	1.09 ± 0.37	0.81 ± 0.38
	Noncrop diversity (Shannon)	0.39 ± 0.37	0.30 ± 0.33
	Cornfield size (ha)	7.2 ± 3.4	6.7 ± 3.2
	Cornfield shape	1.5 ± 0.1	1.5 ± 0.2
	Distance between cornfields (m)	46.7 ± 55.0	74.0 ± 113.3
	Noncrop patch size (ha)	14.6 ± 30.7	15.5 ± 22.0
	Noncrop patch shape	1.8 ± 0.5	1.9 ± 0.6
	Distance between noncrop patches (m)	269.9 ± 359.2	157.4 ± 295.6

2.2.2. Insect samplings

Populations of aphidophagous predators and aphids were monitored every two weeks from mid-June to mid-September in 2005 and 2006. The sampling ended before the corn began to dry. Sampled areas (45 x 14 m), located at the corner of cornfields, excluded a 20 m buffer

zone to avoid edge effects (Klueken *et al.*, 2012). A linear sampling on different rows was chosen to avoid bias due to the aggregative spatial distribution of aphids in the fields (Fievet *et al.*, 2007). The minimal distance between the inspected corn shoots was 5 meters and the shoots inspected had never been visited before. Every two weeks, the stem, leaves, and ears of 20 corn shoots per sampling area were inspected and aphidophagous predators and aphids were counted. Immature and adult stages of aphids were identified according the description of Blackman and Eastop (2000). Immature stages, apterous and winged adults were summed. Predator study focused on the 5 most abundant families of flying aphidophagous predators in the cornfields in Quebec: Coccinellidae (Coleoptera), Cecidomyiidae and Syrphidae (Diptera), and Hemerobiidae and Chrysopidae (Neuroptera) (Coderre, 1983). The immature and adult stages were identified at the family level. Only the predator stages were counted: larvae and adults for Coccinellidae, and Hemerobiidae and larvae for the other predator families. Due to their similarity, Chrysopidae and Hemerobiidae larvae were counted together.

2.2.3. Environmental variables

Using ArcGis® and FRAGSTATS® (ESRI, 2003 ; McGarigal *et al.*, 2002), landscape metrics were measured for the 37 sampling areas in circular landscape sectors within a radius of 500 m centred on each site (17 in 2005 and 20 in 2006). Perennial land uses were mapped from aerial photos (orthophotos, 1998, pixel size: 0.5 m) and annual crops through direct observations. Only predominant land uses (more than 1 % of the total surface) were retained for the analysis in order to reduce the risk of type 1 error. As the nature of crop fields was based on direct observation, analyses on larger scales than 500 m were not possible: it would have taken too long to determine the crop composition. However, the predator abundance is known to respond to differences in landscape structure within landscape sectors of 0.2-3.5 km radius (Bianchi, Booij et Tscharrntke, 2006 ; Billeter *et al.*, 2008 ; Hendrickx *et al.*, 2007 ; Kleijn et van Langevelde, 2006 ; Schweiger *et al.*, 2007 ; Werling *et al.*, 2011a). Furthermore, the use of a 500 m scale is appropriate for landscape management by farmers.

Crop habitats were characterized by 8 variables: corn area, soybean area, cereals area (wheat, barley or oat), hay area (grass, clover or alfalfa), crop diversity (Shannon index, SHDI), cornfield size, cornfield shape, and distance between cornfields. Noncrop habitats were characterized by 8 variables: wood area, fallow area, pasture area, density of field borders, noncrop diversity (Shannon index, SHDI), noncrop patch size, noncrop patch shape, and distance between noncrop patches. Total areas of land uses, crop diversity, and noncrop diversity were calculated using FRAGSTATS® whereas density of field borders, patch sizes, patch shapes, and distances between patches were calculated using ArcGis®. To estimate crop and noncrop diversity, we used the Shannon index based on the crop or the noncrop types. All of the crop types (not only those that represented more than 1 % of the total surface) were considered because the scarce crops also contribute to the diversity of the landscape. The mean size of cornfields (or noncrop patches) is the mean of the size of cornfields (or noncrop patches) that are within a radius of 500 m. The mean of the cornfield shapes, or the noncrop patch shapes were calculated using a shape index which alleviates the size dependency problem of the perimeter-area ratio (the patch perimeter was divided by the perimeter of a square with the same area size as the patch). The larger the index, the more the cornfields or the noncrop patches contain boundaries with respect to their patch area and the more they share frontiers with the other land uses. The distance between patches (cornfields or noncrop patches), is the mean of the Euclidean distances between each discrete patches and the nearest neighbouring patches of the same type. This distance index evaluates the eventuality of insect migrations between cornfields or noncrop patches. The density of field borders is the total length of edge of crop fields, divided by the total crop area. Finally, note that the circular landscape sectors studied in 2005 and 2006 had nearly the same landscape composition and configuration. Only the crop diversity changed over the two years (higher crop diversity in 2005).

2.2.4. Data analysis

For each of the aphidophagous predators, the sum of the abundances over the seven sampling dates was calculated for each field. Data from the two years were analysed separately because sampling sites were not the same in 2005 and 2006 (except for 5 sites). Analyses were performed using the R statistical language (R Development core team, 2011).

Before analysing the predator abundances, the possible spatial autocorrelation was evaluated for each group using Moran's tests (Moran.I function in ape package). No significant spatial autocorrelation was found. To evaluate the influence of aphid abundances and landscape structure on abundance of each predator, the predatory abundances were analyzed using multiple linear regressions. First, the forward selection was used as a model selection procedure to examine the influence of aphid abundance (3 variables: abundance, logarithm, and square of aphid abundance) and 16 landscape variables on the abundance of Coccinellidae, Cecidomyiidae and Neuroptera (packfor package in R, forward selection with permutation tests based on 999 permutations, p-value <0.05). The logarithm and square of aphid abundance was added in variable selection procedure to account for the possibility of a non-linear relationship with predator abundance. It is worth noting here that the presence of variables of aphid abundance in the model selection procedure allowed for the determination of the landscape variables that directly influenced the predator abundance rather than those that indirectly influenced predator abundance by aphid abundance. Indeed, if aphid abundance was the greater determining factor of predator abundance, it would have been the first variable selected. The next variables entered were those that produced a significant increase in R^2 (Legendre et Legendre, 1998). Second, variation partitionings were performed to distinguish the effect of aphid abundance on the predatory abundances from that of landscape structure (varpart function in vegan package, see Peres-Neto *et al.*, 2006 for details). In these analyses, only the variables previously selected by the forward selection were used in order to reduce the collinearity within the two variable groups. Besides, since there is no more than one selected variable by group for all of the variation partitioning conducted, these analyses are based on linear regression. Finally, the presence of high correlations (0.80) was inspected between the selected variables and the other landscape variables, but also with the agronomic characteristics of the sampling fields (crop rotation,

corn borer resistance, herbicide resistance, insecticide-coated seeds, weeds control type, fertilisation type, amount of nitrogen fertilizers, and tillage type) and sampling field characteristics (deposit type, size of the corn plants, precocity of development of corn plants, and percentage of weed cover). This examination did not reveal high correlations between the selected variables and the other variables. Note that to prevent the major impact that can have outliers on the model selection, extreme abundance values were not included in the analyses (in 2005: one value was removed for the analysis of *Harmonia axyridis* and Cecidomyiidae abundance ; in 2006: one value was removed for the analysis of all predator abundance).

2.3. Results

A mean of 3584 ± 4778 aphids per field (20 shoots) were found in the 37 cornfields (4284 ± 4176 in 2005 and 2989 ± 5269 in 2006). The more abundant species were *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Metopolophium dirhodum* (Walker) (98.5 % of all aphid individuals). A mean of 38 ± 34 aphidophagous predators per field (20 shoots) were found (58 ± 41 in 2005 and 21 ± 13 in 2006), including Coccinellidae (80 % of all predator individuals), Cecidomyiidae (9 %), Neuroptera (8 %), and Syrphidae (2 %). The most abundant species were the native lady beetle, *Coleomegilla maculata* (49 % of all predator individuals) and the exotic lady beetle, *Harmonia axyridis* (17 %). Aphidophagous predators increased in abundance and reached high densities during the periods of high density of aphids in the middle of the summer and in late summer (Figure 2.2). *C. maculata*, *H. axyridis*, Cecidomyiidae, and Neuroptera were considered for the analyses because they were the most abundant predators.

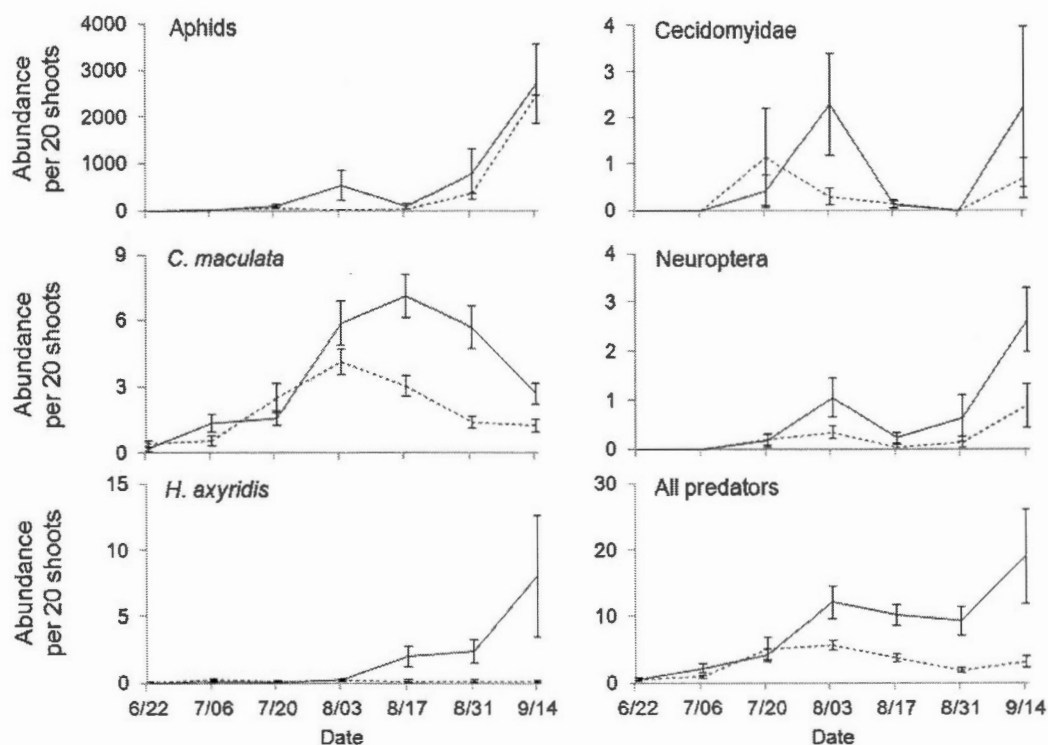


Figure 2.2: Mean abundances of aphids and aphidophagous predators in cornfields in 2005 and 2006 (solid line: 2005, dashed line: 2006).

2.3.1. Relative contribution of aphid density and landscape structure

The contribution of the aphid density and the landscape structure on the aphidophagous abundances varied strongly between predators and years (Figure 2.3; table 2.2). Both the aphid density and the landscape structure determined the Neuroptera abundance, while only the aphid density determined the Coccinellidae abundance and only the landscape structure determined the Cecidomyiidae abundance.

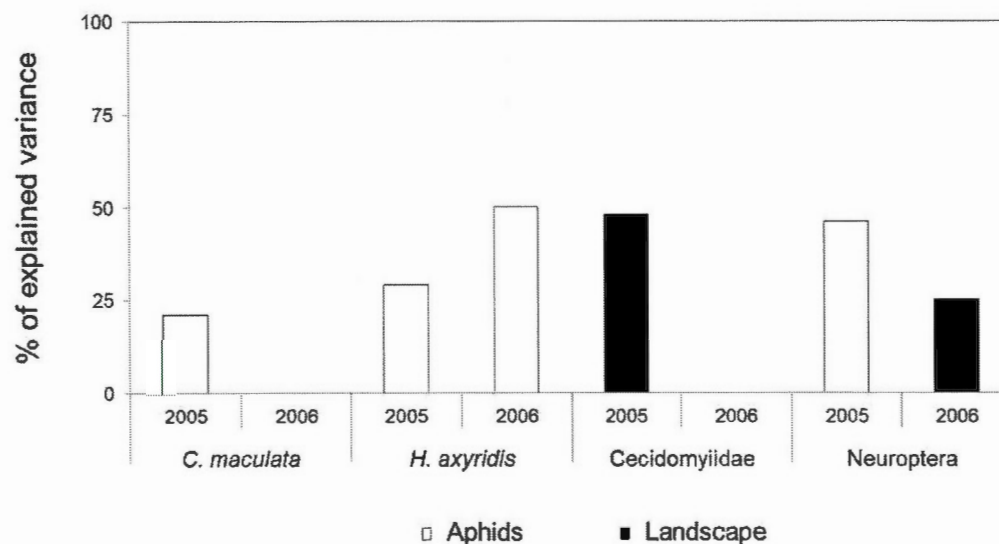


Figure 2.3: Partitioning analyses showing the independent and joined effects (shown as percentage of the total explained variation, adjusted R²) of the aphid abundances and landscape variables for the abundance of the aphidophagous predators in cornfields. Only the variables selected by the forward selection were used in the variation partitioning.

Table 2.2: Selected explanatory variables for each of the aphidophagous predators in 2005 and 2006 (forward selection, p-value <0.05). n.s.: No selected variable.

		Selected variables	ddl	F	Slope	Standart error	p	adj R ²
<i>C. maculata</i>	2005	Aphid abundance (ln)	16	5.3	6.08	2.63	0.037	0.21
	2006	n.s.						
<i>H. axyridis</i>	2005	Aphid abundance (ln)	15	7.0	2.27	6.53	0.018	0.28
	2006	Aphid abundance	18	17.1	3.1 .10 ⁻⁴	0.8 .10 ⁻⁴	0.002	0.47
Cecidomyiidae	2005	Corn field size	15	14.6	1.00	0.26	0.002	0.48
	2006	n.s.						
Neuroptera	2005	Aphid abundance	16	14.4	5.2 .10 ⁻⁴	1.4 .10 ⁻⁴	0.002	0.46
	2006	Corn area	18	6.9	0.11	0.04	0.014	0.25

2.3.2. Aphid density

In 2005, Coccinellidae and Neuroptera responded numerically to aphid abundances, whereas Cecidomyiidae abundances did not change significantly in relation to aphid numbers (Figure 2.4). In 2006, only *H. axyridis* responded numerically to aphid abundances. *C. maculata* seemed to also respond numerically to aphid abundance in 2006, but the p-value was slightly higher than the critical value of 0.05 (adjusted $R^2=0.16$, $F=4.30$, $p=0.051$; logarithmic relationship). The linear regression model described the numerical response by Neuroptera (adjusted $R^2=0.46$, $F=14.39$, $p<0.01$) in 2005 and by *H. axyridis* (adjusted $R^2=0.47$, $F=17.08$, $p<0.01$) in 2006. The logarithmic regression model described the numerical response by *C. maculata* (adjusted $R^2=0.21$, $F=5.35$, $p=0.04$) and *H. axyridis* (adjusted $R^2=0.29$, $F=7.01$, $p=0.02$) in 2005. It is worth noting here that Cecidomyiidae and Neuroptera were sometimes absent in the cornfields even if there were more than two hundred aphids per shoot, while Coccinellidae were present in all fields where the aphid density was high.

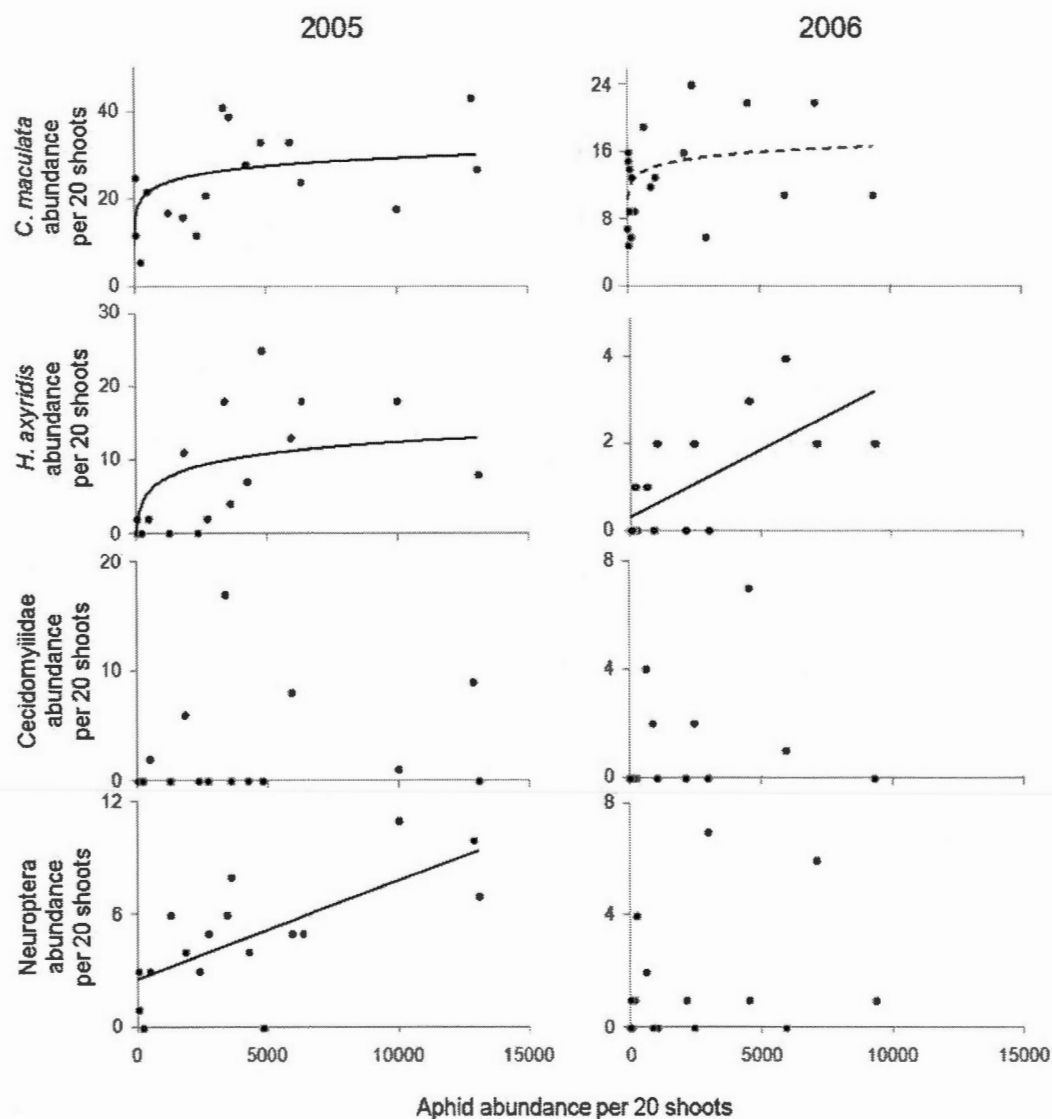


Figure 2.4: The relationship between the number of aphidophagous predators in the cornfields and the number of aphids in 2005 and 2006. The predator and aphid abundances were the sum of the abundances over the seven sampling dates. Dashed regression line: $p < 0.1$, solid line: $p < 0.05$.

2.3.3. Landscape structure

In 2005, landscape structure influenced only the abundance of Cecidomyiidae (adjusted $R^2=0.48$, $F=14.64$, $p<0.01$). The number of Cecidomyiidae abundance increased with the cornfield size (Figure 2.5). In 2006, landscape structure influenced only the abundance of Neuroptera (adjusted $R^2=0.25$, $F=6.87$, $p=0.02$). The number of Neuroptera increased with corn area.

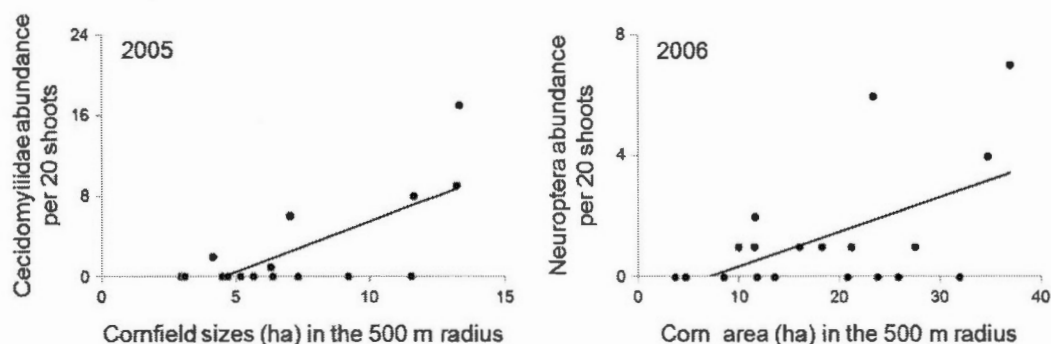


Figure 2.5: The relationship between the number of aphidophagous predator groups in cornfields and the corresponding landscape structure (selected landscape variables) in 2005 and 2006. The predator abundances were the sum of the abundances over the seven sampling dates. Regression line: $p<0.05$.

2.4. Discussion

This study demonstrated that the influence of the prey density and the landscape structure on the predator abundance in fields differ greatly between the predator groups and years. As per our prediction, both aphid density and landscape structure determined the Neuroptera abundance in cornfields. However, only aphid density determined the Coccinellidae abundance while only landscape structure determined the Cecidomyiidae abundance.

2.4.1. Response of predators to aphid density

The highest numerical response to the aphid density was exhibited by the Coccinellidae. The fact that the lady beetle abundance in the cornfields strongly depended on the aphid density suggests that they easily reach the aphid populations in fields. Indeed, *C. maculata* and *H. axyridis* are polyphagous, good dispersers (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2000 ; Hodek et Honek, 1996), and are known to be well adapted to various crops (Finlayson, Landry et Alyokhin, 2008 ; Lucas *et al.*, 2007 ; Werling *et al.*, 2011a) and to agricultural landscapes (Rand et Louda, 2006). Between these two species, the exotic lady beetle, *H. axyridis*, presented the highest association with aphid density. This result is in accordance with previous studies that found that this exotic lady beetle responds strongly to aphid density (Gardiner *et al.*, 2009b ; Lundgren, Razzak et Wiedenmann, 2004) and with the fact that this species is known to eat more aphids than alternative food, such as pollen or *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera, Crambidae) (Lundgren et Wiedenmann, 2004 ; Musser et Shelton, 2003). Our results for the *C. maculata* supported that the presence of this native lady beetle has a weaker association with aphid density than *H. axyridis* (Gardiner *et al.*, 2009b ; Schellhorn et Andow, 2005). This weaker association could be the result of the food habits of *C. maculata*, which feeds on a variety of arthropods and plant pollen in addition to aphids (Hodek et Honek, 1996 ; Musser et Shelton, 2003). Interestingly, this species was present in all of the studied fields even if there were very few aphids. Consequently, as suggested by Schellhorn and Andow (2005), *C. maculata* is able to colonize fields before the aphid populations reach high levels. This native species probably play a key role in the early control of aphid populations.

Regarding the Neuroptera, our results in 2005 confirmed the numerical response to aphid density observed in previous studies (Elliott *et al.*, 2002 ; Kovanci, Kovanci et Gencer, 2007). Indeed, although the Chrysopidae and the Hemerobiidae are known to be omnivorous, a major portion of their animal prey consists of aphids (Stelzl et Devetak, 1999). Moreover, the use of honeydew as a food source of sugars by adults leads these two predatory families to depend more strongly on the aphid presence (Stelzl et Devetak, 1999). However, the facts that the aphid density did not seem to significantly influence the Neuroptera abundance in

2006 and that they were sometimes absent in cornfields even if there were more than two hundred aphids on each shoot suggest that adult Neuroptera reach the aphid populations less easily than *C. maculata* and *H. axyridis*. Thus, through the agricultural landscapes, the Neuroptera would have a more limited dispersion ability compared to the coccinellids. Indeed, in spite of the dozens of kilometres that can be covered by adults during their obligatory preovipository migration flights (Duelli, 2001), up to now, almost nothing is known about the actual degree of adult mobility after their preovipository flight (Canard et Volkovich, 2001).

Finally and surprisingly, aphid density did not seem to significantly influence the Cecidomyiidae abundance. This result is unexpected given that a density-dependent response of this specialist predator to aphid populations had been shown at field, tree, and plant site scale (Brown, 2004 ; Frechette *et al.*, 2008 ; Lucas et Brodeur, 1999). This result suggests that others factors, such as the dispersion ability of adults, the food availability for adults, or the interspecies interactions, were more important than aphid abundance in determining Cecidomyiidae abundance in fields. In particular, the pollen and nectar availability for the adults must be an important factor.

2.4.2. Response of the aphid predators to landscape structure

This study revealed that the landscape characteristics within 500 m of the cornfields were the greatest determining factors of the abundance of Cecidomyiidae in 2005 ($R^2=0.51$, $p<0.01$) and of Neuroptera in 2006 ($R^2=0.29$, $p=0.01$), but did not seem to influence the abundance of Coccinellidae. The results for Cecidomyiidae and Neuroptera are in accordance with previous studies because Cecidomyiidae are known to respond to the effects of landscape structure on scales ranging from 500 m to 3 km radius (Maisonhaute et Lucas, 2011 ; Rand et Tschamtkke, 2007), and Neuroptera to scales ranging from 500 m to 3.5 km radius (Elliott *et al.*, 2002 ; Werling *et al.*, 2011a). For the Coccinellidae, the lack of influence of landscape structure is surprising because this predator group is known to respond to scales ranging from few meters

to 20 km (Gre \acute{z} *et al.*, 2004 ; O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011). However, two studies have found landscape factors at 1.5 and 2 km radius to have the most explanatory power for Coccinellidae (Gardiner *et al.*, 2009b ; Woltz, Isaacs et Landis, 2012).

As mentioned by multi-year studies, the response of arthropod species to the landscape structure changed between years (Schmidt et Tschamtk \acute{e} , 2005a ; Thies, Roschewitz et Tschamtk \acute{e} , 2005). For example, Thies, Roschewitz et Tschamtk \acute{e} (2005) have observed that the negative effect of percentage of arable land on aphid parasitism differed between years, being marked only two of the three years of their study. The inter-annual variability of the landscape effects is most likely due to the direct and indirect effects of inter-annual changes in temperature and rainfall on insects, but also to differences in landscape structure between the circular sectors studied both years. Indeed, it is virtually impossible to study similar landscape sectors for two consecutive years because of the changes of the mosaic of cultures. In our study, although the differences between the landscape sectors studied in 2005 and 2006 have been minimized (only the crop diversity changed significantly), these differences are likely to contribute to the variability of our results.

The present research is one of the first studies about the effect of field size in surrounding landscapes on predator populations. As per our prediction, the presence of large cornfields in circular landscape sectors seemed to enhance the number of Cecidomyiidae in the focal cornfields. This result is in conformity with the theoretical prediction that the large patches would have higher populations density because they would have high immigration and low extinction rates (North et Ovaskainen, 2007 ; Tschamtk \acute{e} et Brandl, 2004). Indeed, large fields may be more easily detected than small fields by predators. In addition, large fields may allow predators to find more prey without moving between fields. However, our results seem to show that only the Cecidomyiidae abundance benefited from the presence of large cornfields. Thus, the dispersion and localisation ability of Coccinellidae and Neuroptera would generally allow them to find aphid populations even if they develop in small fields.

Surprisingly, none of noncrop types (woodlots, fallows, pastures and border density) enhanced the abundance of the aphidophagous groups at an extent of 500 m surrounding the

focal fields. These results are unexpected because noncrop habitats are considered to be reservoirs for several predators (Coccinellidae: Burgio *et al.*, 2004 ; Chrysopidae: Duelli, 2001 ; Syrphidae: Sarthou *et al.*, 2005). As previously shown for the Syrphidae predators (Sarthou *et al.*, 2005), the different noncrop habitats probably have a temporary effect on the distribution of predators. Indeed, predator abundances in cornfields may be only affected by the distribution of noncrop habitats at the beginning of the summer when the predators emigrate from habitats of hibernation. Later in the season, the distribution of noncrop habitats may no longer strongly influence the distribution of predators.

Finally, crops other than corn did not seem to enhance the abundance of the predators at an extent of 500 m surrounding the focal cornfields. This result was unexpected because soybean, alfalfa, and clover crops can provide nectar and pollen for adult *C. aculate*, Cecidomyiidae, and Neuroptera, as well as for the larvae of *C. aculate* and Neuroptera (Mcgregor, 1976), and these resources are known to enhance the survival of these predators (Hodek et Honek, 1996 ; Limburg et Rosenheim, 2001 ; Robinson *et al.*, 2008 ; Völkl *et al.*, 2007). In addition, soybean, cereal, and hay crops could also provide alternative prey, which could enhance the survival of predators when aphids are scarce in corn crops. In our study, none of the other crops enhanced the predator abundances. This result can be explained by the fact that the neighbouring crops are likely temporary sources or sinks of immigrant's predators for the cornfields. Therefore, this study in the full summer (sum of the abundances over the seven sampling dates) did not show these temporary effects.

We conclude that both prey density and landscape characteristics determined the predator abundance in fields, but these influences varied greatly among predators of the same guild. In particular, the numerical response of predators to aphid density showed that Coccinellidae seemed to be well adapted to agricultural landscapes and easily reached the aphid populations whereas Neuroptera and Cecidomyiidae were sometimes absent in cornfields even if there were many aphids. This suggests that the impact of landscape management to increase the abundance of aphidophagous predator in cornfields on predator abundance in fields will vary strongly between predator groups. Finally, our study underlines the necessity of better

understanding the inter-annual and the intra-annual variations in the effects of the landscape structure on predators.

Acknowledgments

We address our thanks to all of the farmers who allowed this study to be conducted in their fields, as well as the agri-environmental club for its valuable assistance. We thank Julie Ruiz and Bernard Estevez for their helpful discussions, Julie Maisonhaute, Karine Gauthier, Julie Bourgeault, Hugo Trottier, Noémie Charet-Bourdon, Olivier Castonguay, Daniel Balistic, Jennifer de Almeida, Simon Paradis, and Maryse Desrochers for their field assistance, and Anna Lee-Popham for improving the English of this text. This research has been supported by the Quebec Fund for the Research on the Nature and the Technologies (FQRNT) of the Research Ministry of Quebec.

References

- Bayliss, P. et Choquenot, D. (2002). The numerical response: rate of increase and food limitation in herbivores and predators. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357(1425), 1233-1248.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H. et Tschamntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekoetter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M. et Edwards, P.J. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 141-150.
- Blackman, R.L. et Eastop, V.F. (2000). *Aphids on the world's crops. An identification and information guide*. New York: John Wiley and Sons. 466 pages.
- Brown, M.W. (2004). Role of aphid predator guild in controlling spirea aphid populations on apple in West Virginia, USA. *Biological Control*, 29(2), 189-198.
- Burgio, G., Ferrari, R., Pozzati, M. et Boriani, L. (2004). The role of ecological compensation areas on predator populations: an analysis on biodiversity and phenology of Coccinellidae (Coleoptera) on non-crop plants within hedgerows in Northern Italy *Bulletin of Insectology*, 57(1), 1-10.
- Canard, M. et Volkovich, T.A. (2001). Outlines of lacewing development. Dans McEwen, F. K., T. R. New et A. E. Whittington (dir.), *Lacewings in the crop environment* (p. 130-153). New York : Cambridge university press.
- Coderre, D. (1983). *Écologie des espèces aphidiennes et aphidiphages inféodées au maïs de la région sud du Québec*. Université de Sherbrooke, Sherbrooke.
- Cronin, J.T. et Reeve, J.D. (2005). Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1578), 2225-2235.
- Duelli, P. (2001). Lacewings in field crops. Dans McEwen, F. K., T. R. New et A. E. Whittington (dir.), *Lacewings in the crop environment* (p. 158-171). New York: Cambridge university press.

- Elliott, N.C. et Kieckhefer, R.W. (2000). Response by coccinellids to spatial variation in cereal aphid density. *Population Ecology*, 42(1), 81-90.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W. et Beck, D.A. (2000). Adult coccinellid activity and predation on aphids in spring cereals. *Biological Control*, 17(3), 218-226.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W. et Beck, D.A. (2002). Effect of aphids and the surrounding landscape on the abundance of Coccinellidae in cornfields. *Biological Control*, 24(3), 214-220.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Michels, G.J. et Giles, K.L. (2002). Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, 31(2), 253-260.
- ESRI (2003). ArcGis. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California.
- Fievet, V., Dedryver, C.A., Plantegenest, M., Simon, J.C. et Outreman, Y. (2007). Aphid colony turn-over influences the spatial distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* over the wheat growing season. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(2), 125-134.
- Finlayson, C.J., Landry, K.N. et Alyokhin, A.V. (2008). Abundance of Native and Non-Native Lady Beetles (Coleoptera: Coccinellidae) in Different Habitats in Maine. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(6), 1078-1087.
- Frechette, B., Cormier, D., Chouinard, G., Vanoosthuyse, F. et Lucas, E. (2008). Apple aphid, *Aphis spp.* (Hemiptera : Aphididae), and predator populations in an apple orchard at the non-bearing stage: The impact of ground cover and cultivar. *European Journal of Entomology*, 105(3), 521-529.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G.E. et DiFonzo, C.D. (2009b). Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions*, 15(4), 554-564.
- Greze, A., Zaviezo, T., Tischendorf, L. et Fahrig, L. (2004). A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia*, 141(3), 444-451.
- Hatano, E., Kunert, G., Michaud, J.P. et Weisser, W.W. (2008). Chemical cues mediating aphid location by natural enemies. *European Journal of Entomology*, 105(5), 797-806.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. et Bugter, R. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44, 340-351.
- Hodek, I. et Honek, A. (1996). *Ecology of Coccinellidae*. Netherland: Kluwer Academic Publishers. 464 pages.

- Kindlmann, P., Aviron, S. et Burel, F. (2005). When is landscape matrix important for determining animal fluxes between resource patches? *Ecological Complexity*, 2(2), 150-158.
- Kleijn, D. et van Langevelde, F. (2006). Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 7(3), 201-214.
- Kovanci, O.B., Kovanci, B. et Gencer, N.S. (2007). Species composition, seasonal dynamics and numerical responses of arthropod predators in organic strawberry fields. *Biocontrol Science and Technology*, 17(5-6), 457-472.
- Legendre, P. et Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology (2nd English edition)*. Amsterdam : Elsevier. 853 pages.
- Limburg, D.D. et Rosenheim, J.A. (2001). Extrafloral nectar consumption and its influence on survival and development of an omnivorous predator, larval *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera : Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 30(3), 595-604.
- Lucas, E. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102(3), 351-363.
- Lucas, E. et Brodeur, J. (1999). Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 622-627.
- Lucas, L., Vincent, C., Labrie, G., Chouinard, G., Fournier, F., Pelletier, F., Bostanian, N.J., Coderre, D., Mignault, M.P. et Lafontaine, P. (2007). The multicolored Asian ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Quebec agroecosystems ten years after its arrival. *European Journal of Entomology*, 104, 737-743.
- Lundgren, J.G., Razzak, A.A. et Wiedenmann, R.N. (2004). Population responses and food consumption by predators *Coleomegilla maculata* and *Harmonia axyridis* (Coleoptera : Coccinellidae) during anthesis in an Illinois cornfield. *Environmental Entomology*, 33(4), 958-963.
- Lundgren, J.G. et Wiedenmann, R.N. (2004). Nutritional suitability of corn pollen for the predator *Coleomegilla maculata* (Coleoptera : Coccinellidae). *Journal of Insect Physiology*, 50(6), 567-575.
- Maisonhaute, J.E. et Lucas, E. (2011). Influence of landscape structure on the functional groups of an aphidophagous guild: active-searching predators, furtive predators and parasitoids. *European Journal of Environmental Sciences*, 1(1), 41-50.
- Maisonhaute, J.E., Peres-Neto, P. et Lucas, E. (2010). Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139(4), 500-507.

- McGarigal, K. , SA. Cushman, MC. Neel et E. Ene (2002). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts. Amherst, Massachusetts.
- Mcgregor, S.E. (1976). *Insect pollination of cultivated crop plants*. Washington: U.S. Department of Agriculture. U.S. Government Printing Office. 411 pages.
- Musser, F.R. et Shelton, A.M. (2003). Predation of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Crambidae) eggs in sweet corn by generalist predators and the impact of alternative foods. *Environmental Entomology*, 32(5), 1131-1138.
- Nijveldt, W. (1988). *Cecidomyiidae*. Dans Minks, A. K. et P. Harrewijn (dir.), *Aphids: their biology, natural enemies and control, Volume 2B* (p. 271-277). Amsterdam: Elsevier.
- North, A. et Ovaskainen, O. (2007). Interactions between dispersal, competition, and landscape heterogeneity. *Oikos*, 116(7), 1106-1119.
- O'Rourke, M.E., Rienzo-Stack, K. et Power, A.G. (2011). A multi-scale, landscape approach to predicting insect populations in agroecosystems. *Ecological Applications*, 21(5), 1782-1791.
- Parsa, S., Ccanto, R. et Rosenheim, J.A. (2011). Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture. *Ecological Applications*, 21(2), 539-546.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. et Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614-2262.
- Prasifka, J.R., Heinz, K.M. et Minzenmayer, R.R. (2004). Relationships of landscape, prey and agronomic variables to the abundance of generalist predators in cotton (*Gossypium hirsutum*) fields. *Landscape Ecology*, 19, 709-717.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rand, T.A. et Louda, S.A. (2006). Spillover of agriculturally subsidized predators as a potential threat to native insect herbivores in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 20(6), 1720-1729.
- Rand, T.A. et Tschamtker, T. (2007). Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, 116(8), 1353-1362.
- Ricketts, T.H. (2001). The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*, 158(1), 87-99.
- Robinson, K.A., Jonsson, M., Wratten, S.D., Wade, M.R. et Buckley, H.L. (2008). Implications of floral resources for predation by an omnivorous lacewing. *Basic and Applied Ecology*, 9(2), 172-181.

- Roullé, N., Domon, G. et Lucas, L. (chapitre 1 de cette thèse). Relative effect of the crop and the noncrop habitats on aphids in agricultural landscape.
- Ruiz, J. et Domon, G. (2005). Paysages de l'agriculture en mutation. Dans Poullaouec-Gonidec, P., G. Domon et S. Paquette (dir.), *Paysages en perspective* (p. 47-97). Montréal : Presse de l'Université de Montréal.
- Sarthou, J.P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G. et Bouyjou, B. (2005). Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102(3), 539-545.
- Schellhorn, N.A. et Andow, D.A. (2005). Response of coccinellids to their aphid prey at different spatial scales. *Population Ecology*, 47(1), 71-76.
- Schmidt, M.H. et Tscharnkte, T. (2005a). Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography*, 32, 467-473.
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., Billeter, R., Diekötter, T., Hendrickx, F., Herzog, H., Liira, J., Maelfait, J.P., Speelmans, M. et Dziock, F. (2007). Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos*, 116, 461-472.
- Stelzl, M. et Devetak, D. (1999). Neuroptera in agricultural ecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 305-321.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. et Greenstone, M.H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561-594.
- Thies, C., Roschewitz, I. et Tscharnkte, T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1559), 203-210.
- Tscharnkte, T. et Brandl, R. (2004). Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*, 49, 405-430.
- Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J.K. et Brodeur, J. (2007). Predators, parasitoids and pathogens. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 187-234). Harpenden, UK: CABI.
- Werling, B.P. et Gratton, C. (2008). Influence of field margins and landscape context on ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 128, 104-108.
- Werling, B.P., Meehan, T.D., Gratton, C. et Landis, D.A. (2011a). Influence of habitat and landscape perennality on insect natural enemies in three candidate biofuel crops. *Biological Control*, 59(2), 304-312.

- Woltz, J.M., Isaacs, R. et Landis, D.L. (2012). Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 152, 40-49.
- Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R. et Tylianakis, J.M. (2003). Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera : Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia*, 134(4), 605-611.

Le chapitre 2 a permis de démontrer que la structure du paysage dans un rayon de 500 m influence l'abondance des cécidomyies et des neuroptères alors qu'elle ne semble pas avoir d'effets significatifs sur l'abondance des coccinelles. Contrairement à nos prédictions, la présence d'habitats non cultivés et la présence de cultures autres que le maïs n'ont pas favorisé la présence des prédateurs alors qu'on s'attendait à ce que ces habitats soient source de prédateurs immigrants grâce aux ressources complémentaires qu'ils peuvent fournir. Dans le chapitre 3, afin de savoir si la structure du paysage a aussi un effet sur l'intensité du contrôle des pucerons exercé par les ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes), nous nous sommes intéressés à l'effet des habitats cultivés et non cultivés sur l'intensité du contrôle exercé sur les pucerons dans les champs de maïs. Plusieurs études ont montré que la structure du paysage influence fortement le contrôle exercé par les parasitoïdes. Cependant, l'effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle exercé par les prédateurs n'est que très peu connu et celui exercé conjointement par les parasitoïdes et les prédateurs l'est encore moins.

CHAPITRE 3

Variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle biologique des pucerons du maïs.

Nathalie Roullé, Gérald Domon et Éric Lucas

Accepté par Entomologie faunistique

Résumé

La variation intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur la faune agricole est encore peu connue. Afin de déterminer si l'effet de la structure du paysage sur le contrôle biologique exercé conjointement par les prédateurs aériens et les parasitoïdes varie au cours de l'été, le ratio ennemis naturels/pucerons a été suivi en 2005 et 2006, dans 37 champs de maïs, de la fin juin à la mi-septembre. Parallèlement, une cartographie du paysage a été réalisée dans les secteurs de 500 m de rayon entourant chaque site d'échantillonnage. Une analyse en composantes principales (ACP) a tout d'abord permis de vérifier si le ratio ennemis naturels/pucerons restait élevé dans les mêmes champs durant toute la saison. Puis, grâce à une sélection de variables suivie d'une partition de la variation, l'effet des zones non cultivées et des cultures ont été comparés à chaque date d'échantillonnage. L'étude révèle que l'effet de la structure du paysage varie fortement au cours de l'été. En début d'été, seuls les habitats cultivés semblent influencer le contrôle biologique alors que plus tard, les habitats non cultivés ont aussi une influence. Cette étude montre également que l'effet de la plupart des caractéristiques paysagères est temporaire au cours de la saison.

Mots clés : variation intra-annuelle, composition du paysage, configuration spatiale du paysage, prédation, parasitisme.

Abstract

The intra-annual variations in the effects of the landscape structure on the agricultural fauna are poorly known. To investigate if landscape structure effects on aphid biological control exerted by flying predators and parasitoids vary in the summer, natural enemies/aphids ratios were monitored, in 37 cornfields, from late June to mid-September in 2005 and 2006. Landscape composition and spatial configuration were characterized within a 500 m radius of each sampling site. First, a principal component analysis was performed to verify if the natural enemies/aphids ratios remain high in the same fields all the summer long. Then, to compare the noncrop and the crop habitats effects at each sampling dates, a variable selection procedure followed by variation partitioning were performed. The study revealed that the landscape structure effects vary during the summer. At the beginning of the summer, only crop habitats seem to influence the biological control of aphids whereas later in the summer, both crop and noncrop habitats have influence. In addition, the most influent landscape characteristics changed through the summer.

Keywords : intra-annual variation, landscape composition, landscape spatial configuration, predation, parasitism.

3.1. Introduction

La structure du paysage agricole joue un rôle déterminant dans la répartition de populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Maisonhaute, Peres-Neto et Lucas, 2010 ; Perovic *et al.*, 2010 ; Roullé *et al.*, chapitre 2 de cette thèse ; Roullé, Domon et Lucas, chapitre 1 de cette thèse) et influencerait également l'intensité du contrôle biologique de populations de ravageurs (Gardiner *et al.*, 2009a ; Rusch *et al.*, 2011 ; Veres *et al.*, 2013). Pour les parasitoïdes, la présence de zones non cultivées influence fortement la survie des populations (Landis, Wratten et Gurr, 2000) et favorise généralement le parasitisme des ravageurs (parasitisme de Lepidoptera, Homoptera, Coleoptera et Diptera : Bianchi, Goedhart et Baveco, 2008 ; Kruess *et al.*, 2004 ; Rand, van Veen et Tscharrntke, 2011 ; Zaller *et al.*, 2009). Si l'effet de la structure du paysage sur le taux de parasitisme paraît bien établi, l'effet sur le taux de prédation reste encore peu connu. Néanmoins, d'après les premières études sur l'effet de la structure du paysage sur le taux de prédation, les zones non cultivées semblent également jouer un rôle important sur la prédation de ravageurs (prédation d'Homoptera et Lepidoptera : Rusch *et al.*, 2013a ; Werling *et al.*, 2011b). Ainsi, la présence de boisés favoriserait la prédation des œufs de la noctuelle du chou, *Mamestra brassicae* (L.) (Lepidoptera : Noctuidae) (Bianchi *et al.*, 2005), alors que la présence de cultures pérennes et celle de bordures de champs favoriseraient la prédation du puceron des céréales, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera : Aphididae) (Ostman, Ekblom et Bengtsson, 2001).

Les paysages agricoles sont dynamiques (Domon et Bouchard, 2007 ; Welch et Harwood, 2014). Au sein d'une même année, la qualité des différents types d'habitats qui les composent est en constante évolution (Burel et Baudry, 2005). En effet, la plupart des cultures sont des plantes annuelles, elles sont donc semées au printemps, croissent et fleurissent au cours de l'été puis sont récoltées en fin de saison. Pour leur part, même si les zones non cultivées sont des habitats pérennes, les ressources végétales qu'elles fournissent varient également en quantité et en qualité au cours de la saison. La variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur les populations a été mise en évidence chez des populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Allen et Luttrell, 2009 ; Haenke *et al.*, 2009). Ainsi, dans les champs de coton, la présence d'œufs de noctuelles du coton, *Helicoverpa zea*

et *Heliothis virescens* (Lepidoptera : Noctuidae) est favorisée par la présence de maïs en juin, mais cet effet disparaît en juillet et août (Allen et Luttrell, 2009). De la même manière, dans les champs de blé et leurs bordures, la présence et la diversité des syrphes (Diptera) augmentent avec la présence de culture à la mi-juillet alors que cet effet n'est pas constaté plus tôt ou plus tard dans la saison (Haenke *et al.*, 2009). Cependant, à notre connaissance, la variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle de ravageurs est encore peu connue.

Les pucerons du maïs (Hemiptera : Aphididae) causent des dommages aux cultures de céréales par la consommation de sève et la transmission de virus (Dixon, 1987a). Ils sont connus pour se déplacer dans le paysage, car ils changent de plantes hôtes au cours de l'année. Trois des espèces les plus abondantes au Québec (*Rhopalosiphum padi*, *Sitobion avenae* et *Metopolophium dirhodum*) hivernent sur des arbustes de la famille des rosacées ou sur des graminées (Blackman et Eastop, 2000) alors qu'une quatrième espèce (*Rhopalosiphum maidis*) ne résiste pas au froid et émigre du sud chaque printemps (Richard et Boivin, 1994). Au printemps et en été, les pucerons du maïs se développent sur des graminées cultivées et non cultivées (Blackman et Eastop, 2000). Ils colonisent alors des cultures : champs de céréales et champs de foin contenant des graminées, mais aussi des zones non cultivées comme des bordures de champs, des pâturages et des friches. Plusieurs expérimentations en mésocosmes et en plein champ ont permis de mettre en évidence de fortes réductions des populations de pucerons en présence de leurs ennemis naturels (Bennett et Gratton, 2012 ; Costamagna, Landis et Brewer, 2008). Ces ennemis naturels peuvent se développer dans tous les habitats du paysage agricole, car la plupart des espèces sont polyphages (Völkl *et al.*, 2007). Cependant, les zones non cultivées sont reconnues comme des habitats déterminants, car une grande partie des ennemis naturels y passent l'hiver (Arrignon *et al.*, 2007 ; Hodek et Honek, 1996) et une grande partie des adultes y trouvent le pollen et le nectar nécessaires à leur survie durant l'été (Lu *et al.*, 2014 ; Völkl *et al.*, 2007). D'après les études sur l'effet de la structure du paysage sur le contrôle des populations de pucerons du maïs, la pression de prédation augmenterait avec la densité en bordures et la proportion de cultures pérennes (Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001), alors que le parasitisme augmenterait avec la proportion de zones non cultivées (Roschewitz *et al.*, 2005 ;

Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005). Cet effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons n'a toutefois été mesurée qu'une ou deux fois dans la saison. L'évolution de l'effet de la structure du paysage du semis jusqu'à la récolte du maïs n'est donc pas encore connue.

Notre étude vise à tester l'hypothèse suivante : les caractéristiques paysagères qui favorisent le contrôle biologique des pucerons du maïs exercé par les prédateurs aériens et les parasitoïdes varient durant l'été. Nous prédisons qu'en début d'été, l'intensité du contrôle biologique des pucerons dépend très fortement de la présence et de la configuration spatiale des zones non cultivées. En effet, en début d'été, les pucerons et les ennemis naturels colonisent les champs à partir de leur site d'hivernation qui sont, le plus souvent, dans des zones non cultivées (Blackman et Eastop, 2000 ; Hodek et Honek, 1996). En milieu et fin d'été, nous prédisons que l'intensité du contrôle biologique est influencée par la nature et la configuration spatiale des zones non cultivées, mais aussi des cultures annuelles. En effet, alors que les zones non cultivées conserveraient une forte influence en raison du fait qu'elles permettent une meilleure survie des ennemis naturels en fournissant du pollen et du nectar aux adultes qui en consomment, les cultures annuelles auraient également un effet en raison des migrations d'ennemis naturels entre les champs.

3.2. Méthodes

3.2.1. Site d'étude

Situé sur les basses terres du Saint-Laurent, à quelques dizaines de kilomètres au nord-est de Montréal, le sud du bassin versant de la rivière L'Assomption constitue un territoire représentatif des zones d'agriculture intensive du Québec (Figure 3.1 ; Arrignon *et al.*, 2007 ; Ruiz et Domon, 2005). Les cultures dominantes y sont le maïs, le foin, le soya et les céréales. Dans le sud de ce bassin versant, quatre unités écologiques aux structures du paysage diversifiées (districts écologiques) ont été identifiées, sur la base de la classification

écologique (CER : Cadre écologique de Référence; Beauchesne *et al.*, 1998) et d'une étude préliminaire réalisée par Ruiz *et al.* (2008). La plaine de Saint-Esprit (ESP) est occupée par 62 % de cultures annuelles et des champs de grande taille, le district des Monticules de Saint-Jacques (JAC), par 44 % de cultures annuelles et des champs de taille moyenne, la plaine de Joliette (JOL), par 43 % de cultures annuelles et des champs de petite taille, et la terrasse l'Achigan-Ouareau (ACH) par 17 % de cultures annuelles et des champs de petite taille. Parmi ces quatre districts écologiques, 17 zones d'échantillonnages ont été réparties en 2005 et 20 en 2006 (9 dans JAC, 12 dans ESP, 8 dans JOL et 8 dans ACH). Les zones d'échantillonnages sont toutes situées dans des champs de maïs grain. La distance minimale moyenne séparant les zones d'échantillonnages est de 1439 ± 646 m en 2005 et de 1163 ± 429 m en 2006. Enfin, la distance maximum entre les zones d'échantillonnages est de 13 km afin d'éviter les différences climatiques.

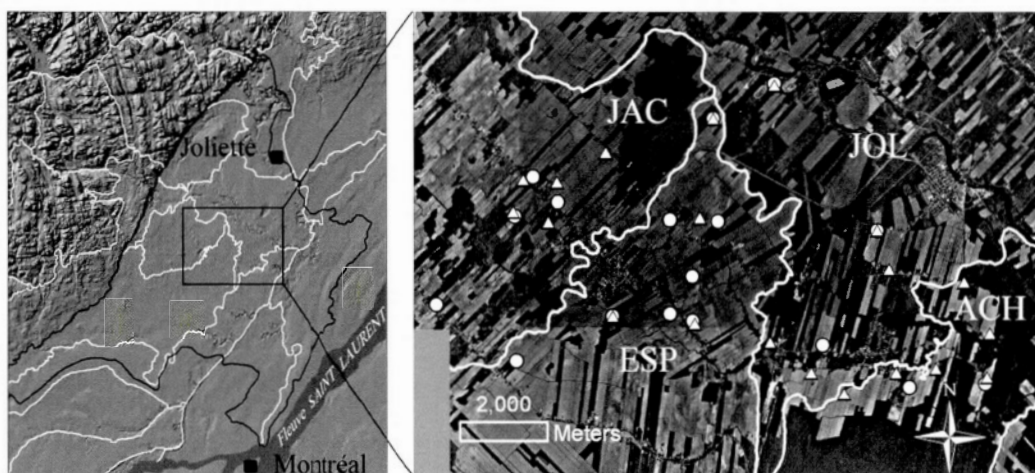


Figure 3.1 : Localisation de la partie agroforestière du bassin versant de la rivière Assomption (ligne noire), des unités écologiques du CER (ligne blanche) et des zones d'échantillonnages. Les quatre unités écologiques du site d'étude sont : JAC: "les Monticules de Saint-Jacques", ESP: "la Plaine Saint-Esprit", JOL: "la Plaine de Joliette" et ACH : "la Terrasse l'Achigan-Ouareau". Les points sont les 17 zones d'échantillonnages de 2005 et les triangles, les 20 de 2006.

3.2.2. Échantillonnage dans les champs de maïs

Les populations de pucerons et d'ennemis naturels (prédateurs aériens et parasitoïdes) ont été suivies toutes les deux semaines, de la mi-juin à la mi-septembre en 2005 et 2006 (sept dates d'échantillonnage par an). L'échantillonnage a pris fin avant que les plants de maïs ne commencent à sécher. Les zones d'échantillonnage étaient de même taille (45 x 14 m) et localisées dans un coin du champ. Aucun échantillonnage n'était effectué à moins de 20 mètres des bordures afin d'éviter l'effet de bordure de champs (Klueken *et al.*, 2012). En raison de la répartition agrégative des pucerons dans les champs, un échantillonnage linéaire sur plusieurs rangs de maïs a été choisi (Fievet *et al.*, 2007). Les plants de maïs considérés étaient situés à une distance minimale de 5 m des autres plants échantillonnés et n'avaient jamais été inspectés auparavant. Pour chaque zone d'échantillonnage, la tige, les feuilles et les épis de 20 plants de maïs ont été inspectés pour dénombrer les pucerons et leurs ennemis naturels. Les stades immatures et adultes des pucerons ont été comptabilisés et identifiés grâce au guide de Blackman et Eastop (2000). Seuls les pucerons non momifiés par des parasitoïdes ont été comptabilisés. Pour les prédateurs aériens, les individus des stades prédateurs ont été comptés : larves et adultes pour les coccinelles (Coleoptera : Coccinellidae) et les hémérobies (Neuroptera : Hemerobiidae) ; larves pour les chrysopes (Neuroptera : Chrysopidae), les cécidomyiies et les syrphes (Diptera : Cecidomyiidae et Syrphidae). Enfin, pour les parasitoïdes, les pucerons momifiés ont été dénombrés. Aucun insecticide n'a été pulvérisé dans les champs de maïs pendant la durée de l'étude, car le maïs était destiné à l'alimentation animale.

3.2.3. Variables environnementales

La structure du paysage a été mesurée dans chacun des 37 secteurs circulaires de 500 m de rayon, centrés sur les zones d'échantillonnage (17 en 2005 et 20 en 2006). Une cartographie de la zone d'étude a été réalisée sur la base de photographies aériennes (orthophotos de 1998,

taille des pixels : 0,5 m) et d'observations directes. Notons que la proportion de zones non cultivées couvrant les 37 secteurs paysagers variait de 0 à 61 % en 2005 et de 0 à 64 % en 2006 ce qui garantit une forte variabilité de la structure du paysage entre ces secteurs. En raison de la rotation des cultures, les champs étudiés en 2005 et 2006 n'étaient pas les mêmes (sauf cinq champs). Cependant, les secteurs circulaires étudiés en 2005 et 2006 présentaient des compositions et des configurations spatiales comparables, car seule la diversité en type de cultures diffère significativement entre les deux années (plus grande diversité dans les secteurs circulaires de 500 m de rayon en 2005). L'échelle d'analyse considérée (500 m de rayon) présente l'intérêt d'être une échelle à laquelle les producteurs agricoles peuvent agir. C'est également une échelle à laquelle la structure du paysage influence les pucerons et les ennemis naturels car ils répondent à des échelles allant de 200 m à 3,5 km de rayon (Gardiner *et al.*, 2009b ; Maisonhaute, Peres-Neto et Lucas, 2010 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005).

La structure du paysage a été évaluée par des indices de composition du paysage (surface des différentes occupations du sol et diversité en habitats du paysage) et par des indices de configuration spatiale (arrangement spatial des éléments du paysage) avec l'aide des logiciels ArcGis® et FRAGSTATS® (ESRI, 2003 ; McGarigal *et al.*, 2002). Seules les occupations du sol qui représentent plus de 1 % de la surface totale ont été considérées dans les analyses afin de limiter le risque d'erreur de type 1. Les habitats cultivés ont été caractérisés par huit variables: surfaces en maïs, en soya, en céréales (blé, orge ou avoine), en foin (graminées, trèfle ou luzerne), diversité des cultures (indice de Shannon, SHDI), taille moyenne des champs de maïs, forme moyenne des champs de maïs et distance moyenne entre les champs de maïs. Les habitats non cultivés ont été caractérisés par huit variables: surfaces boisées, en friches, en pâturages, densité en bordure de champs, diversité des habitats non cultivés (indice de Shannon, SHDI), taille moyenne des zones non cultivées, forme moyenne des zones non cultivées et distance moyenne entre les zones non cultivées. Si la nature et le calcul des premiers indices vont de soi, précisons que l'indice de diversité des cultures (indice de Shannon) a été calculé en prenant en compte toutes les cultures, même celles qui occupent moins de 1 % de la surface des 37 secteurs paysagers car ces cultures rares contribuent aussi à la diversité du paysage. La taille moyenne des champs, ou des zones non cultivées, est la

moyenne de la taille des champs, ou zones non cultivées, qui sont présents dans les secteurs circulaires de 500 m de rayon. Pour sa part, l'indice de forme des taches d'habitats est égal au périmètre de la tache d'habitat divisé par le périmètre minimum possible pour une tache d'habitat de même aire, mais la plus compacte possible (McGarigal *et al.*, 2002). Il ne varie pas avec la taille des habitats, au contraire du ratio périmètre/surface. Intuitivement, plus l'indice est grand et plus les champs de maïs ou les zones non cultivées présentent de bords (un champ de forme rectangle aura un indice de forme plus élevé qu'un champ de forme carrée) et donc de surfaces d'échange avec les autres habitats. La distance moyenne entre les champs de maïs ou entre les zones non cultivées est la distance euclidienne moyenne du plus proche voisin entre les champs de maïs ou entre les zones non cultivées ; elle informe sur la possibilité d'échange entre ces habitats. Enfin, la densité en bordures de champs est la longueur totale de bordures de champs divisée par la surface totale en culture.

3.2.4. Analyse des données

Les analyses ont toutes été réalisées grâce au langage statistique R (R Development core team, 2011). Afin d'estimer l'intensité du contrôle biologique dans les champs de maïs, le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit (abondance en ennemis naturels + 1)/(abondance en pucerons + 1). Le ratio ennemis naturels-pucerons a été calculé pour chaque champ et chaque date d'échantillonnage (somme des abondances de 20 plants). Une transformation logarithmique du ratio a permis de rendre les données normales. Ce ratio permet de prendre en compte le fait que le nombre de proies ou d'hôtes qu'un ennemi naturel est capable d'ingérer ou parasiter est limité (Holling, 1959). De fait, si ce ratio est élevé, l'intensité du contrôle est élevée alors que s'il est faible, l'intensité du contrôle est faible. Comme les zones d'échantillonnage n'étaient pas les mêmes en 2005 et 2006, les données des deux années ont été analysées séparément. Précisons aussi que les données de la première date d'échantillonnage (22/6) n'ont pas été considérées dans la suite des analyses, car les pucerons avaient colonisé moins du quart de l'ensemble des champs. Par ailleurs, seuls les champs colonisés par les pucerons ont été considérés (deux champs non considérés pour le

6/07/2006 et un champ pour le 20/07/2006). Étant donné que les zones d'échantillonnage étaient proches les unes des autres et afin de vérifier l'indépendance des observations, la présence d'autocorrélation spatiale a été évaluée en utilisant le test de Moran sur les ratios ennemis naturels/pucerons (fonction `Moran.I` de la librairie `ape`). Les ratios ennemis naturels/pucerons du 17/8 présentent une corrélation spatiale en 2005 mais pas en 2006 ($I_{\text{obs}} = -0.15$, $I_{\text{the}} = -0.06$, $p > 0.01$). Aucune corrélation spatiale n'a été constatée pour les autres dates d'échantillonnage.

Afin de vérifier si le ratio ennemis naturels/pucerons restait élevé dans les mêmes champs durant toute la saison, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur la série temporelle des ratios ennemis naturels/pucerons (six dates d'échantillonnage) en utilisant la fonction `RDA` de la bibliothèque `vegan` de R. Puis, l'identification des caractéristiques paysagères qui influencent le ratio ennemis naturels/pucerons aux six dates d'échantillonnage a été réalisée par une sélection de variables sur le groupe des huit variables caractérisant les cultures puis sur celui des huit variables caractérisant les zones non cultivées (bibliothèque `packfor`, sélection progressive avec test de permutation basé sur 999 permutations, $p\text{-value} < 0.05$). Les variables caractérisant les cultures et celles caractérisant les zones non cultivées n'étant généralement pas indépendantes, la sélection de variables permet de retenir dans chacun de ces deux groupes uniquement les variables qui ont un effet significatif et indépendant. Par la suite, afin de comparer l'effet des cultures à celui des zones non cultivées pour chacune des dates d'échantillonnage, la variation du ratio ennemis naturels/pucerons entre les champs a été séparée entre celle due aux zones cultivées et celle due aux zones non cultivées grâce à une partition de la variation entre ces deux groupes de variables (fonction `varpart` de la bibliothèque `vegan` de R, voir Peres-Neto *et al.*, 2006 pour la description de la méthode). Comme chacune des dates d'échantillonnage a été analysée séparément (1 variable réponse par analyse), les analyses de partition de la variation sont basées sur des régressions multiples. Notons qu'afin de réduire la colinéarité des variables au sein des groupes, seules ont été incluses dans les partitions, les variables préalablement sélectionnées. Finalement, afin de vérifier si l'effet des variables sélectionnées était présent les deux années, pour chacune des variables sélectionnées une des deux années, le degré de son association avec le ratio ennemis naturels/pucerons (coefficient de détermination R^2) a été

mesurée l'autre année. Cette mesure a permis de révéler les relations significatives masquées lors de la sélection de variables (colinéarité), ainsi que d'identifier les relations plus faibles ($0.05 < p < 0.1$).

L'examen des corrélations a permis de vérifier la présence de fortes corrélations entre les variables sélectionnées et les autres variables paysagères, mais aussi avec les caractéristiques agronomiques des champs (rotation des cultures, résistance à la pyrale du maïs, tolérance à un herbicide, enrobage des semences avec un insecticide, type de contrôle des adventices, type de fertilisation, apport total d'azote et type de travail du sol) et les caractéristiques des champs (type de dépôt, taille des plants, précocité du développement du maïs et pourcentage de recouvrement en adventices). L'annexe VII présente les variables fortement corrélées avec les variables paysagères sélectionnées (corrélation supérieure à 0.80).

3.3. Résultats

3.3.1. Dynamique des populations

En moyenne, un total de 512 ± 1856 pucerons sur 20 plants ont été trouvés par date (612 ± 1844 en 2005 et 427 ± 1868 en 2006). Ils étaient présents, en moyenne, sur 34 % des plants de maïs. Les espèces les plus abondantes étaient le puceron bicolore des céréales, *Rhopalosiphum padi* (87.5 % du nombre total de pucerons) et le puceron des céréales et du rosier, *Metopolophium dirhodum* (10.9 % du nombre total de pucerons). Le puceron vert du maïs, *Rhopalosiphum maidis* (1.1 % du nombre total de pucerons) et le puceron des épis de céréales, *Sitobion avenae* (0.5 % du nombre total de pucerons) étaient moins abondants. En moyenne, 5.41 ± 10.09 ennemis naturels ont été trouvés par date dans les 37 champs de maïs ; ils étaient 2,7 fois plus nombreux en 2005 qu'en 2006 (8.23 ± 13.74 en 2005 et 3.02 ± 4.04 en 2006). Les ennemis naturels étaient présents, en moyenne, sur 20 % des plants de maïs des champs. 92 % des ennemis naturels sont des prédateurs et 8 %, des parasitoïdes. Les familles les plus abondantes étaient les coccinelles (74 % des ennemis naturels), les

cécidomyies (9 %), les chrysopes et les hémérobes (7 %) et les syrphes (2 %). Les espèces les plus abondantes de coccinelles étaient la coccinelle maculée, *Coleomegilla maculata lengi* (44 % des ennemis naturels) et la coccinelle asiatique, *Harmonia axyridis* Pallas (16 %). Les abondances en pucerons et ennemis naturels ainsi que la proportion de plants occupés par ces insectes a fluctué pendant l'été : un premier pic d'abondance et d'occupation des plants a eu lieu fin juillet-début août et un deuxième pic plus important, en fin de saison (Figure 3.2.a et b).

Les ratios ennemis naturels/pucerons ont varié de 0.0002 à 9 ennemis naturels par pucerons dans un champ (0.004 et 9 en 2005; 0.0002 et 6 en 2006). Les valeurs les plus fortes (> 1 ennemis naturels par puceron) ont été atteintes lorsqu'il y avait moins de 10 pucerons dans le champ alors que les valeurs les plus faibles (< 1 ennemi naturel pour 100 pucerons) ont été atteintes lorsqu'il y avait plus de 400 pucerons dans le champ. Les valeurs les plus faibles ont été observées à la fin du mois de juillet et en fin de saison (Figure 3.2.c). Le ratio ennemis naturels/pucerons diminue avec l'abondance en pucerons (Figure 3.2.c ; 2005 : R^2 ajusté=0.85, $F=649.7$, $p<0.01$; 2006 : R^2 ajusté=0.87, $F=901.2$, $p<0.01$).

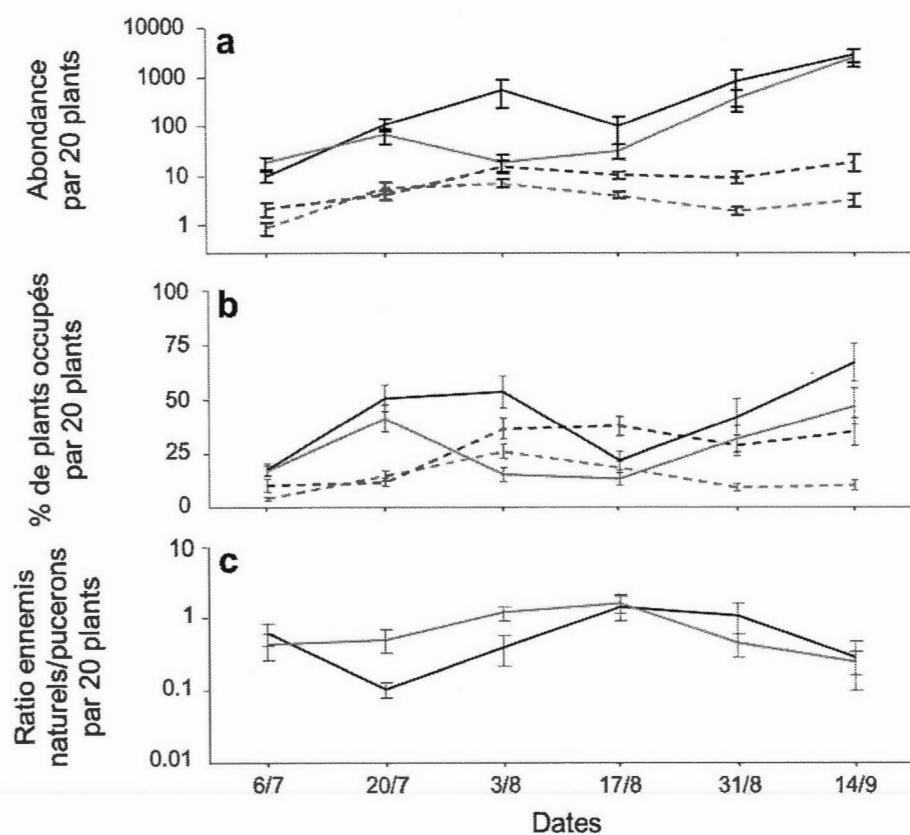


Figure 3.2 : Dynamique des moyennes (\pm erreurs types) par champ (a) des abondances des populations de pucerons (ligne pleine) et d'ennemis naturels (ligne pointillée), (b) du pourcentage de plants de maïs qu'ils occupent et (c) du ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 (en noir) et 2006 (en gris). Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

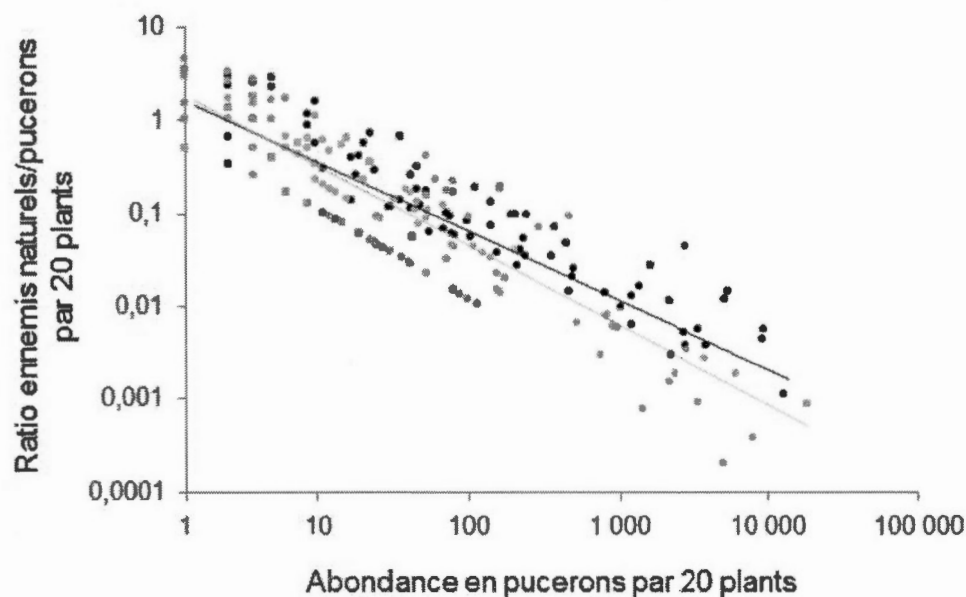


Figure 3.3 : Relation du ratio ennemis naturels/pucerons avec l'abondance en pucerons en 2005 (noir) et 2006 (gris). Droite de régression : $p < 0.05$. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

3.3.2. Évolution temporelle de l'effet du paysage

Les deux premières composantes principales de l'ACP expliquent 78 % de la variation du ratio ennemis naturels/pucerons des champs au cours de la saison en 2005 et 80 % en 2006 (Figure 3.4). Les diagrammes de double projection des champs et des dates d'échantillonnage sur les deux premiers axes de l'ACP montrent que la valeur du ratio varie entre les champs au cours des étés 2005 et 2006. En particulier, les champs dans lesquels le ratio est le plus élevé en début de saison ne sont pas les mêmes que ceux dans lesquels le ratio est élevé en fin de saison. Ces résultats suggèrent que les facteurs qui déterminent le ratio ennemis naturels/pucerons varient au cours de la saison.

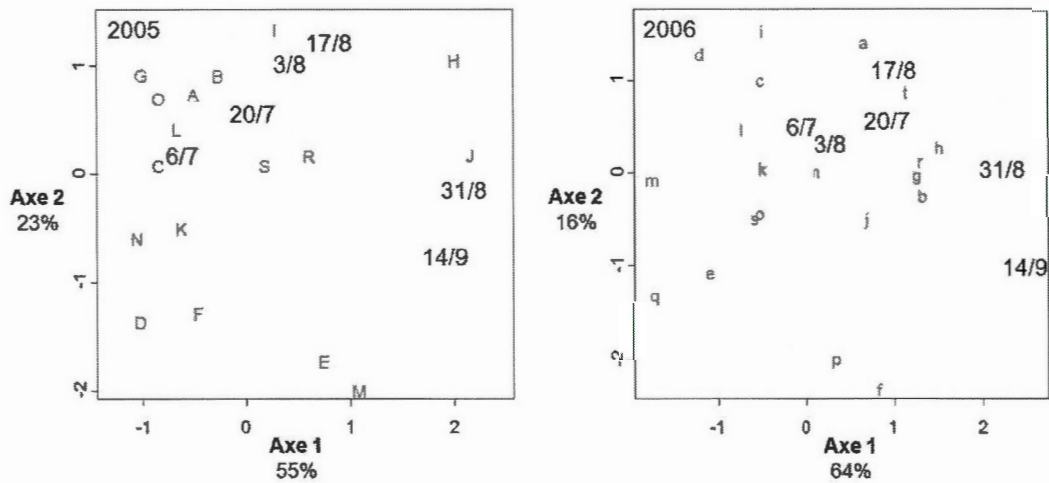


Figure 3.4 : Diagrammes de double projection des champs (lettres) et des 7 dates d'échantillonnage sur les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales sur les ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 et 2006. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

3.3.3. Début de l'été (6/7 et 20/7)

Les habitats non cultivés n'influencent pas significativement le ratio ennemis naturels/pucerons (Figure 3.5 et tableau 3.1).

Au début de l'été, les variables caractérisant les cultures expliquent 25 % de la variation du ratio ennemis naturels/pucerons le 6/7 en 2005, mais ne semblent pas avoir une influence significative en 2006. De fait, le ratio ennemis naturels/pucerons augmente avec la surface en céréales en 2005 (Figure 3.6). L'examen du coefficient de détermination de 2006 suggère que le ratio ennemis naturels/pucerons augmente également avec la surface en céréales en 2006, mais que cette relation serait moins forte qu'en 2005 (Tableau 3.2, $R^2=0.15$, $F=3.33$, $p=0.09$).

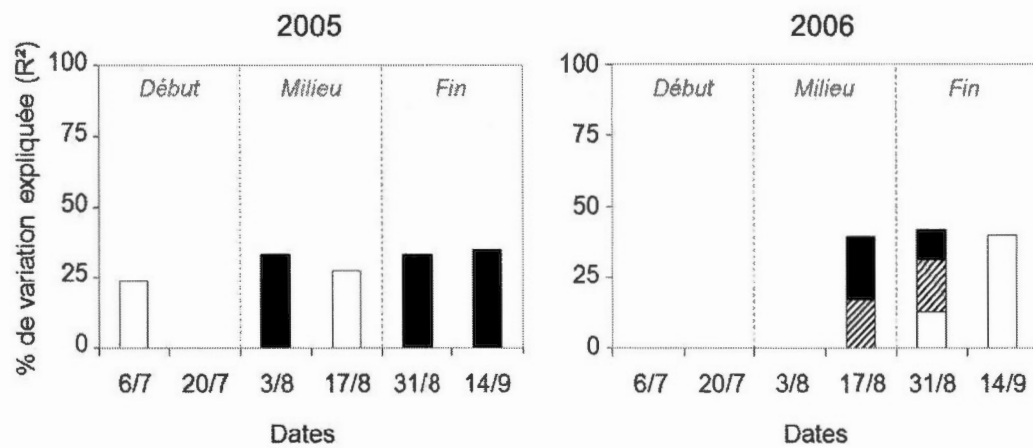


Figure 3.5 : Analyses de partition de la variation des effets des zones cultivées (blanc), non cultivées (noir) et partagées entre ces deux types de zones (rayé) sur le ratio ennemis naturels/pucerons des champs aux six dates d'échantillonnage. Seules ont été incluses dans ces analyses les variables préalablement sélectionnées. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

Tableau 3.1 : Variables paysagères influençant le ratio ennemis naturels/pucerons à chacune des dates d'échantillonnage en 2005 et 2006. Ces variables ont été sélectionnées parmi les huit variables caractérisant les cultures et parmi les huit caractérisant les zones non cultivées (sélection progressive, $p < 0.05$). ES : erreur standard de la pente. CM : champs de maïs. ZNC : zones non cultivées. *n.s.* : aucune variable sélectionnée. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit (1+ somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants)/(1+ somme des abondances en pucerons sur 20 plants).

		Zones cultivées	ddl	F	slope	ES	p	R ² ajusté	Zones non cultivées	ddl	F	slope	ES	p	R ² ajusté
2005															
Début d'été	6/7 20/7	Surface en céréales	16	4.90	0.15	0.07	0.04	0.24	<i>n.s.</i> <i>n.s.</i>						
Milieu d'été	3/8 8/17	<i>n.s.</i> Taille CM							Surface boisée	16	7.54	0.08	0.02	0.01	0.33
Fin d'été	8/31 9/14	<i>n.s.</i> <i>n.s.</i>							Surface en friches	16	7.46	0.61	0.22	<0.01	0.33
									Taille ZNC	16	8.08	0.04	0.02	0.02	0.35
2006															
Début d'été	6/7 7/20	<i>n.s.</i> <i>n.s.</i>							<i>n.s.</i> <i>n.s.</i>						
Milieu d'été	3/8 8/17	<i>n.s.</i> Forme CM							<i>n.s.</i> Surface en pâturages	19	13.18	-0.28	0.08	<0.01	0.42
Fin d'été	8/31 9/14	Forme CM Forme CM	19	9.48	-6.21	2.02	<0.01	0.34	Forme des ZNC	19	8.45	2.37	0.81	<0.01	0.31
			19	11.85	-7.85	2.28	<0.01	0.40	<i>n.s.</i>						

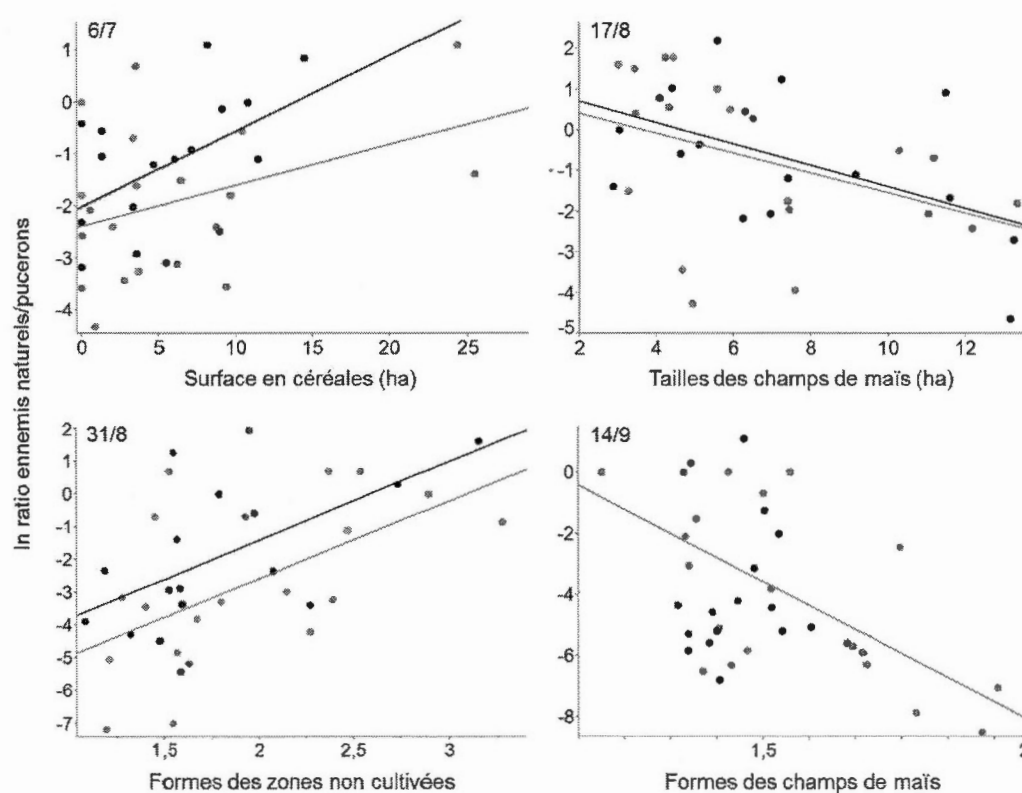


Figure 3.6 : Relation du ratio ennemis naturels/pucerons avec la surface en céréales, la taille des champs de maïs, la forme des zones non cultivées et la forme des champs de maïs dans les secteurs de 500 m de rayon en 2005 (noir) et 2006 (gris). Droite de régression : $p < 0.05$. Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

Tableau 3.2 : Coefficients de détermination (R^2) donnant une mesure du degré d'association entre les variables paysagères sélectionnées et le ratio ennemis naturels/pucerons à chacune des dates d'échantillonnage des deux années. Bois : Surface boisée, Fric : Surface en friches, Patu : Surface en pâturages, Tznc : Taille des zones non cultivées, Fznc : Forme des zones non cultivées, Céré : Surface en céréales, Tmai : Taille des champs de maïs, Fmai : Forme des champs de maïs. En gras : coefficients pour lesquels $p < 0.1$ (** : $p < 0.01$. * : $p < 0.05$. · : $p < 0.1$). Le ratio ennemis naturels/pucerons a été calculé comme suit $(1 + \text{somme des abondances en ennemis naturels sur 20 plants}) / (1 + \text{somme des abondances en pucerons sur 20 plants})$.

	Dates	Bois	Fric	Pâtu	Tznc	Fznc	Céré	Tmai	Fmai
2005	6/7	0.00	0.05	0.01	0.09	0.08	0.25 *	0.00	0.18 ·
	20/7	0.15	0.02	0.00	0.02	0.00	0.00	0.07	0.02
	3/8	0.33 *	0.10	0.00	0.16	0.13	0.00	0.15	0.03
	17/8	0.09	0.20 ·	0.03	0.10	0.06	0.04	0.27 *	0.00
	31/8	0.15	0.33 *	0.01	0.25 *	0.32 *	0.09	0.05	0.01
	14/9	0.15	0.13	0.01	0.35 *	0.20 ·	0.12	0.01	0.00
2006	6/7	0.01	0.01	0.03	0.03	0.00	0.15 ·	0.1	0.01
	20/7	0.00	0.01	0.04	0.00	0.06	0.05	0.05	0.17 ·
	3/8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.04	0.01	0.07
	17/8	0.04	0.00	0.42 **	0.04	0.20 *	0.02	0.17 ·	0.20 *
	31/8	0.02	0.09	0.25 *	0.10	0.32 **	0.01	0	0.35 **
	14/9	0.01	0.04	0.08	0.13	0.14	0.01	0.00	0.40 **

3.3.4. Milieu de l'été (3/8 et 17/8)

Au milieu de l'été, les habitats non cultivés expliquent 33 % de la variation du ratio ennemis naturels/pucerons le 3/8 en 2005 et 42 %, le 17/8 en 2006. De fait, le ratio ennemis naturels/pucerons augmente avec la surface boisée en 2005 et diminue avec la surface en

pâturages en 2006. D'après l'examen des coefficients de détermination, ces deux caractéristiques paysagères ne semblent avoir un effet sur le ratio ennemis naturels/pucerons qu'une année sur deux.

Au milieu de l'été, les cultures exercent également une influence sur le ratio ennemis naturels/pucerons ; elles expliquent 27 % de la variation le 17/8 en 2005 et 20 %, le 17/8 en 2006. Le ratio ennemis naturels/pucerons est plus élevé quand les champs de maïs sont petits en 2005 et quand ils sont de forme compacte en 2006. L'examen des coefficients de détermination suggère que ces deux caractéristiques du paysage influencent le ratio ennemis naturels/pucerons les deux années, car il augmente avec la taille des champs en 2006 ($R^2=0.17$, $F=3.64$, $p=0.07$) et quand les champs sont compacts en 2005 (7/6 : $R^2=0.18$, $F=3.33$, $p=0.09$).

3.3.5. Fin de l'été (31/8 et 14/9)

À la fin de l'été, les habitats non cultivés exercent une forte influence sur le ratio ennemis naturels/pucerons le 31/8 et le 14/9 en 2005 (33 % et 35 % respectivement) et le 31/8 en 2006 (32 %). Le ratio ennemis naturels/pucerons augmente avec la surface en friches et la présence de larges zones non cultivées en 2005 tandis qu'il augmente avec la présence de zones non cultivées de forme complexe en 2006. D'après l'examen des coefficients de détermination, l'effet de la forme des zones non cultivées sur le ratio ennemis naturels/pucerons est également observé en 2005 ($R^2=0.32$, $F=7.05$, $p=0.02$). Toutefois, la surface en friches et la présence de larges zones non cultivées ne semblent pas avoir d'influence en 2006.

En 2006, ce sont les cultures qui influencent le plus le ratio ennemis-naturels pucerons (31/8 : 34 % ; 14/9 : 40 %) alors qu'en 2005, elles n'ont pas d'effet significatif. Comme constaté en milieu de saison en 2006, les champs de maïs de forme compacte ont un effet positif sur le ratio ennemis naturels/pucerons.

3.4. Discussion

Notre étude révèle que l'effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons du maïs (ratio ennemis naturels/pucerons) varie fortement au cours de la saison et entre les années. En début d'été (6/7 et 20/7), contrairement à notre prédiction, la présence et la configuration spatiale des zones non cultivées ne semblent pas influencer l'intensité du contrôle biologique. Seule la nature des cultures influence fortement l'intensité du contrôle biologique (24 %, le 6/7/2005). Plus tard dans la saison (3/8, 17/8, 31/8 et 14/9), en accord avec notre prédiction, la nature et la configuration spatiale des zones non cultivées et des cultures exercent une forte influence sur l'intensité du contrôle biologique (selon la date, zones non cultivées : 0 à 42 %, cultures : 0 à 40 %). Notons par ailleurs que la plupart des caractéristiques paysagères n'ont qu'un effet temporaire au cours de la saison. Seule l'influence de la forme des champs de maïs persiste pendant 6 semaines (3 dates d'échantillonnage).

Comme constaté dans d'autres études sur plusieurs années (Noma *et al.*, 2010 ; Schmidt et Tschamtker, 2005a), l'effet de la structure du paysage sur les populations d'insectes agricoles varie fortement entre les années. Cette variation est très probablement due aux effets directs et indirects des changements inter-annuels de températures sur les insectes, mais aussi aux différences de structures du paysage entre les secteurs circulaires étudiés les deux années. De fait, d'année en année, si la composition et l'arrangement des zones non cultivées changent peu, en revanche la mosaïque des cultures change fortement. Il est donc quasiment impossible d'étudier des secteurs paysagers similaires deux années de suite. Dans notre étude, même si la différence entre les secteurs paysagers étudiés en 2005 et 2006 a été minimisée (seule la diversité en type de cultures diffère significativement), cette différence contribue vraisemblablement à la variabilité de nos résultats.

Des variations intra-annuelles de l'effet de la structure du paysage ont déjà été montrées sur des populations de ravageurs et d'ennemis naturels (Allen et Luttrell, 2009 ; Haenke *et al.*, 2009). De telles variations ont aussi été mises en évidence sur le contrôle biologique de

ravageurs par l'étude de Roschewitz *et al.* (2005) qui indique que la structure du paysage influence le taux de parasitisme des pucerons des céréales en juillet, mais pas en juin. Cependant, jusqu'à maintenant, l'effet de la structure du paysage sur le contrôle de ravageurs n'a été mesuré qu'une ou deux fois par an. Dans notre étude, le suivi tout au long de l'été vient donc confirmer que l'effet du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons varie dans l'été. Cette variation intra-annuelle suggère que la quantité de ravageurs et d'ennemis naturels que les champs de maïs échangent avec les habitats présents dans les 500 m change au cours de l'été. Par ailleurs, le suivi de l'effet du paysage au cours de l'été révèle que les caractéristiques paysagères déterminantes peuvent fortement varier du début à la fin de la saison. De fait, les caractéristiques paysagères déterminantes changent à chaque date d'échantillonnage. Seule l'influence de la forme des champs de maïs persiste plus d'une date d'échantillonnage. Nos résultats rejoignent ceux de Goulson *et al.* (2010) selon lesquels l'influence de la structure du paysage dépend de la période de l'été. Ainsi, leur comparaison de l'effet du paysage à deux périodes de l'année a montré que le nombre de nids du bourdon *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae) visitant des bordures de champ augmente avec la présence de boisés en mai-juin alors qu'il augmente avec la présence de jardins en juillet-août. Dans notre étude, les changements de caractéristiques paysagères déterminantes suggèrent que les habitats qui sont source de pucerons ou d'ennemis naturels pour les champs de maïs ne le sont généralement que de manière temporaire.

L'effet des zones non cultivées (boisés, friches, pâturages et bordures de champs) sur l'intensité du contrôle biologique varie fortement au cours de l'été. En effet, en début de saison, aucune influence significative des zones non cultivées n'a été montrée par notre étude alors qu'en milieu et en fin de saison, les zones non cultivées exercent une forte influence sur l'intensité du contrôle biologique. L'absence d'effet des zones non cultivées en début de saison est étonnante, car ces zones sont connues pour être des réservoirs d'ennemis naturels (Arrignon *et al.*, 2007 ; Duelli, 2001 ; Hodek et Honek, 1996 ; Jean, Coderre et Tourneur, 1990) qui leur permettent de coloniser les cultures à cette période de l'année (Roschewitz *et al.*, 2005 ; Wissinger, 1997). Nos résultats suggèrent donc que la majorité des ennemis naturels qui colonisent les champs ne proviendraient pas des zones non cultivées dans les 500 m autour des champs, mais plutôt de zones non cultivées plus lointaines. De fait, en début

d'été, la plupart des prédateurs sont connus pour effectuer des vols de migration qui leur permettent de coloniser des habitats à plusieurs kilomètres de leur site d'hivernation (Aubert, Aubert et Goeldlin, 1976 ; Canard et Volkovich, 2001 ; Iperiti, 1999). Une hypothèse alternative serait qu'en début de saison, la localisation des zones non cultivées n'aurait qu'un effet temporaire sur la répartition des ennemis naturels, comme Honek (1982) l'a observé sur les coccinelles. Ainsi, après leur vol de dispersion, la plupart des ennemis naturels se disperseraient rapidement dans le paysage agricole et leur répartition ne serait déjà plus influencée au début du mois de juillet par la localisation de leur site d'hivernation. Au milieu de l'été, une forte diminution du nombre total de pucerons a lieu entre le 3/8 et le 17/8 en 2005 et entre le 20/7 et le 3/8 en 2006. Ce rapide déclin des populations de pucerons en milieu d'été est connu sur plusieurs plantes cultivées et non cultivées dans les régions tempérées et serait attribuable au contrôle exercé par les ennemis naturels, mais aussi à des changements dans la qualité des plants de maïs ou à des événements climatiques (changement de la photopériode, températures élevées) (Karley *et al.*, 2004). À ce moment de l'été, les habitats non cultivés exercent une influence qu'ils n'avaient pas en début de saison ce qui suggère des échanges d'individus entre ces habitats et les champs de maïs. La présence de boisés a alors un effet positif sur l'intensité du contrôle biologique alors que la présence de pâturages a un effet négatif. Cependant, l'influence de ces deux composantes paysagères n'a été observée qu'une année sur deux et nécessite donc d'être vérifiée par d'autres études. En fin d'été, le nombre de pucerons et d'ennemis naturels dans les champs de maïs augmente ainsi que le nombre de plants qu'ils occupent. Nos analyses révèlent qu'à cette période de l'année, les zones non cultivées de forme complexe (beaucoup de bords) favorisent le contrôle biologique des pucerons en 2005 et 2006. Le partage d'une plus grande surface d'échange des zones non cultivées avec les champs permettrait alors une meilleure colonisation des champs de maïs par les ennemis naturels et donc un meilleur contrôle des populations de pucerons. Enfin, nos résultats suggèrent un meilleur contrôle des pucerons dans un paysage avec beaucoup de friches ainsi que des zones non cultivées de grande taille. Toutefois, ces effets n'ont été mesurés qu'en 2005 et n'ont pas été confirmés en 2006.

Les zones cultivées (maïs, soya, céréales et foin) influencent l'intensité du contrôle des pucerons par les ennemis naturels, pendant tout l'été. Cet effet varie au cours du temps. En

début d'été, c'est la présence de cultures de céréales qui favorise le contrôle des pucerons en 2005 et 2006 ($p=0.09$ en 2006). Ce résultat serait dû à l'attraction des pucerons colonisateurs pour les champs de céréales. Comme le blé, l'avoine et l'orge sont des hôtes des pucerons du maïs (Blackman et Eastop, 2000), leur présence dans le paysage ferait en sorte qu'il y ait moins de pucerons qui colonisent les champs de maïs. Une hypothèse alternative serait que la présence de cultures de céréales faciliterait la colonisation des champs de maïs par les ennemis naturels, en début d'été. En effet, comme cela a été observé au nord-est des États-Unis, les cultures de céréales sont les premiers champs de grandes cultures à être colonisés par les coccinelles maculées (Maredia *et al.*, 1992 ; Nault et Kennedy, 2000). Les céréales faciliteraient alors la colonisation des champs environnants par les ennemis naturels. Au milieu de la saison, les populations de pucerons ont diminué dans les champs de maïs. À cette période, c'est la taille et la forme des champs de maïs qui sont déterminantes. L'intensité du contrôle biologique est plus forte dans les secteurs paysagers composés de petits champs en 2005 et 2006 ($p=0.07$ en 2006). La présence de petits champs semble alors profiter davantage aux ennemis naturels qu'aux pucerons. Un effet positif des petits champs avait d'ailleurs été montré précédemment sur d'autres prédateurs (araignées et carabes) (Duelli, Studer et Marchand, 1989). Par ailleurs, l'intensité du contrôle biologique est plus forte dans les secteurs paysagers composés de champs de maïs de forme compacte (peu de bords relativement à la surface). À cette période de l'été (17/8), la colonisation par les pucerons est importante, car le nombre de plants qu'ils occupent augmente à nouveau. Il est donc probable que les faibles abondances de pucerons constatées dans les secteurs paysagers composés de champs de forme compacte soient dues à la faible colonisation par les pucerons ailés des champs de maïs qui présentent moins de bords de champ. En effet, les ailés du puceron bicolore des céréales sont connus pour coloniser préférentiellement les zones proches des bords de champs (Dean et Luuring, 1970 ; Klueken *et al.*, 2012) probablement en raison de leur attraction pour les discontinuités visuelles que représentent ces bords (A'Brook, 1968 ; Doering, 2014). Pour finir, en fin de saison, dans un contexte où la densité et la répartition des pucerons augmentent dans les champs de maïs, la forme des champs conserve son influence sur l'intensité du contrôle biologique. Les champs de maïs dans les secteurs paysagers composés de champs de forme compacte (peu de bords) continuent alors à présenter un plus fort contrôle biologique. Le degré d'association s'accroît même avec le

temps (R^2 de 20 % le 17/8, de 34 % le 31/8 et de 40 % le 14/9) probablement en raison de nouvelles colonisations préférentielles des zones proches des bords de champs, mais aussi de la croissance des populations de pucerons.

En conclusion, notre étude montre que l'effet de la structure du paysage sur l'intensité du contrôle biologique des pucerons du maïs varie fortement au cours de l'été et entre les années. De fait, l'influence relative des cultures et des zones non cultivées ainsi que les caractéristiques paysagères déterminantes changent au cours de l'été et entre les deux années de notre étude. Ces variations suggèrent que les mesures d'aménagements du paysage agricole, dans le but de limiter les pertes de rendement dues aux ravageurs des cultures, doivent être établies de manière à favoriser le contrôle biologique des ravageurs lors des périodes de vulnérabilité des cultures.

Remerciements

Nous remercions tous les agriculteurs qui ont accepté que notre étude soit menée dans leurs champs ainsi que le club agri-environnemental pour son aide bien appréciée. Nous remercions également Julie Ruiz et Bernard Estevez pour leurs apports au projet ainsi que Julie Maisonhaute, Karine Gauthier, Julie Bourgeault, Hugo Trottier, Noémie Charet-Bourdon, Olivier Castonguay, Daniel Balistic, Jennifer de Almeida, Simon Paradis et Maryse Desrochers pour leur aide sur le terrain. Cette recherche a été financée par le Fonds Québécois pour la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) du Ministère de la Recherche du Québec.

Références

- A'Brook, J. (1968). The effect of plant spacing on the numbers of aphids trapped over the groundnut crop. *Annals of Applied Biology*, 61, 289-294.
- Allen, K.C. et Luttrell, R.G. (2009). Spatial and temporal distribution of heliothines and tarnished plant bugs across the landscape of an Arkansas farm. *Crop Protection*, 28(9), 722-727.
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.P., Balent, G. et Monteil, C. (2007). Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecological Modelling*, 205(3-4), 423-436.
- Aubert, J., Aubert, J.J. et Goeldlin, P. (1976). Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Bulletin de la Société entomologique Suisse*, 49, 115-142.
- Beauchesne, P., Côté, M.J., Allard, S., Ducruc, J.P. et Lachance, Y. (1998). *Atlas écologique du bassin versant de la rivière l'Assomption. La partie des Basses Terres du saint Laurent*. Rapport d'expertise de la Direction de la conservation et du patrimoine écologique et environnement canada, Ministère de l'environnement et de la Faune du Québec.
- Bennett, A.B. et Gratton, C. (2012). Measuring natural pest suppression at different spatial scales affects the importance of local variables. *Environmental Entomology*, 41(5), 1077-1085.
- Bianchi, F.J.J.A., Goedhart, P.W. et Baveco, J.M. (2008). Enhanced pest control in cabbage crops near forest in The Netherlands. *Landscape Ecology*, 23, 595-602.
- Bianchi, F.J.J.A., van Wingerden, W.K.R.E., Griffioen, A.J., van der Veen, M., van der Straten, M.J.J., Wegman, R.M.A. et Meeuwsen, H.A.M. (2005). Landscape factors affecting the control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in brussels sprout. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 107(2-3), 145-150.
- Blackman, R.L. et Eastop, V.F. (2000). *Aphids on the world's crops. An identification and information guide*. New York: John Wiley and Sons. 466 pages.
- Burel, F. et Baudry, J. (2005). Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators*, 5(4), 305-313.
- Canard, M. et Volkovich, T.A. (2001). Outlines of lacewing development. Dans McEwen, F. K., T. R. New et A. E. Whittington (dir.), *Lacewings in the crop environment* (p. 130-153). New York: Cambridge university press.

- Costamagna, A.C., Landis, D.A. et Brewer, M.J. (2008). The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biological Control*, 45(3), 368-379.
- Dean, G.J. et Luuring, B.B. (1970). Distribution of aphids in cereal crops. *Annual Applied Biology*, 66, 485-496.
- Dixon, A.F.G. (1987a). Cereal aphids as an applied problem. *Agricultural Zoology Reviews*, 2, 1-57.
- Doering, T.F. (2014). How aphids find their host plants, and how they don't. *Annals of Applied Biology*, 165(1), 3-26.
- Domon, G. et Bouchard, A. (2007). The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landscape Ecology*, 22(8), 1201-1214.
- Duelli, P. (2001). Lacewings in field crops. Dans McEwen, F. K., T. R. New et A. E. Whittington (dir.), *Lacewings in the crop environment* (p. 158-171). New York: Cambridge university press.
- Duelli, P., Studer, M. et Marchand, I. (1989). The influence of the surroundings on arthropod diversity in maize fields. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 24(1-2), 73-76.
- ESRI (2003). ArcGis. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California.
- Fievet, V., Dedryver, C.A., Plantegenest, M., Simon, J.C. et Outreman, Y. (2007). Aphid colony turn-over influences the spatial distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* over the wheat growing season. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(2), 125-134.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., Wayo, M.T., Schmidt, N.P., Mueller, E.E. et Heimpel, G.E. (2009a). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19(1), 143-154.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G.E. et DiFonzo, C.D. (2009b). Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions*, 15(4), 554-564.
- Goulson, D., Lepais, O., O'Connor, S., Osborne, J., Sanderson, R.A., Cussans, J., Goffe, L. et Darvill, B. (2010). Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1207-1215.
- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschardtke, T. et Thies, C. (2009). Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1106-1114.

- Hodek, I. et Honek, A. (1996). *Ecology of Coccinellidae*. Netherland: Kluwer Academic Publishers. 464 pages.
- Holling, C.S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly. *Canadian Entomologist*, 91, 293-320.
- Honek, A. (1982). Factors which determine the composition of field communities of adult aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera). *Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie-Journal of Applied Entomology*, 94(2), 157-168.
- Iperti, G. (1999). Biodiversity of predaceous Coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 323-342.
- Jean, C., Coderre, D. et Tourneur, J.C. (1990). Effects of temperature and substrate on survival and lipid consumption of hibernating *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environtal Entomology*, 19, 1657-1662.
- Karley, A.J., Parker, W.E., Pitchford, J.W. et Douglas, A.E. (2004). The mid-season crash in aphid populations: why and how does it occur? *Ecological Entomology*, 29(4), 383-388.
- Klueken, A.M., Simon, J.C., Hondelmann, P., Mieuzet, L., Gilabert, A., Poehling, H.M. et Hau, B. (2012). Are primary woody hosts 'island refuges' for host-alternating aphids and important for colonization of local cereals? *Journal of Applied Entomology*, Published online.
- Kruess, A., Eber, S., Kluth, S. et Tscharnkte, T. (2004). Plant-Insect-Pathogen Interactions on Local and Regional Scales. *Ecological Studies*, 173, 155-173.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. et Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175-201.
- Lu Z.X., Zhu P.Y., Gurr G.M., Zheng X.S., Read D.M.Y., Heong K.L., Yang Y.J. & Xu H.X. (2014). Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture. *Insect Science* 21(1), p. 1-12.
- Maisonhaute, J.E., Peres-Neto, P. et Lucas, E. (2010). Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139(4), 500-507.
- Maredia, K.M., Gage, S.H., Landis, D.A. et Wirth, T.M. (1992). Ecological observations on predatory Coccinellidae (Coleoptera) in southwestern Michigan. *Great Lakes Entomologist*, 25(4), 265-270.
- McGarigal, K. , SA. Cushman, MC. Neel et E. Ene (2002). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts. Amherst, Massachusetts.

- Nault, B.A. et Kennedy, G.G. (2000). Seasonal changes in habitat preference by *Coleomegilla maculata*: Implications for Colorado potato beetle management in potato. *Biological Control*, 17(2), 164-173.
- Noma, T., Gratton, C., Colunca-Garcia, M., Brewer, M.J., Mueller, E.E., Wyckhuys, K.A.G., Heimpel, G.E. et O'Neal, M.E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology*, 39(1), 31-41.
- Ostman, O., Ekbom, B. et Bengtsson, J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, 2(4), 365-371.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. et Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614-2262.
- Perovic, D.J., Gurr, G.M., Raman, A. et Nicol, H.I. (2010). Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: A cost-distance approach. *Biological Control*, 52(3), 263-270.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rand, T.A., van Veen, F.J.F. et Tscharnke, T. (2011). Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecography*, 34, 1-8.
- Richard, C. et Boivin, G. (1994). *Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada*. Ottawa: Société canadienne de phytopathologie et la Société d'entomologie du Canada. 590 pages.
- Roschewitz, I., Hucker, M., Tscharnke, T. et Thies, C. (2005). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 108(3), 218-227.
- Roullé, N., Domon, G., Drapeau, P. et Lucas, E. (chapitre 2 de cette thèse). Combined effect of the aphid abundance and the landscape structure on the predator abundances.
- Roullé, N., Domon, G. et Lucas, L. (chapitre 1 de cette thèse). Relative effect of the crop and the noncrop habitats on aphids in agricultural landscape.
- Ruiz, J. et Domon, G. (2005). Paysages de l'agriculture en mutation. Dans Poullaouec-Gonidec, P., G. Domon et S. Paquette (dir.), *Paysages en perspective* (p. 47-97). Montréal: Presse de l'Université de Montréal.
- Ruiz, J., Domon, G., Lucas, E. et Côté, M.-J. (2008). Vers des paysages multifonctionnels en zone d'intensification agricole : une recherche interdisciplinaire au Québec (Canada). *Revue Forestière Française*, 60, 589-602.

- Rusch A., Bommarco R., Jonsson M., Smith H.G. & Ekbom B. (2013a). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 50(2), p. 345-354.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P. et Roger-Estrade, J. (2011). Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape Ecology*, 26(4), 473-486.
- Schmidt, M.H. et Tscharnkte, T. (2005a). Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography*, 32, 467-473.
- Thies, C., Roschewitz, I. et Tscharnkte, T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1559), 203-210.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C. et Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, 110-117.
- Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J.K. et Brodeur, J. (2007). Predators, parasitoids and pathogens. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 187-234). Harpenden, UK: CABI.
- Welch K.D. & Harwood J.D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy-pest interactions in a changing environment. *Biological Control* 75, p. 18-27.
- Werling, B.P., Meehan, T.D., Robertson, B.A., Gratton, C. et Landis, D.A. (2011b). Biocontrol potential varies with changes in biofuel-crop plant communities and landscape perenniality. *Global Change Biology Bioenergy*, 3(5), 347-359.
- Wissinger, A.W. (1997). Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats : a template for biological control un annual crop systems. *Biological control*, 10, 4-15.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C. et Frank, T. (2009). Parasitism of stem weevils and pollen beetles in winter oilseed rape is differentially affected by crop management and landscape characteristics. *Biocontrol*, 54(4), 505-514.

DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE

Parmi les alternatives à la lutte chimique, l'aménagement du paysage dans le but de limiter les populations de ravageurs apparaît comme une voie prometteuse. De fait, ce travail de recherche confirme l'effet prépondérant du paysage sur le contrôle des pucerons du maïs. Parmi les habitats composant le paysage agricole, tant les habitats non cultivés que les cultures influencent les populations de pucerons et d'ennemis naturels. Ce travail souligne aussi l'importance de la prise en compte de la nature des différents habitats du paysage agricole et indique donc la pertinence d'approcher la complexité du paysage agricole avec les outils développés en écologie du paysage. Enfin, cette étude a montré que si l'influence de la structure du paysage varie avec l'espèce de puceron et de prédateur, elle varie aussi entre les deux années de l'étude et au cours de l'été. Ces résultats sont discutés dans les quatre sections qui suivent.

D.1. Synthèse des résultats

D.1.1. La structure du paysage à 500 m de rayon : une influence plus forte sur les pucerons du maïs que sur leurs ennemis naturels

L'influence de la structure du paysage à 500 m de rayon semble plus forte sur les pucerons du maïs que sur leurs prédateurs (Figure D.1). En effet, il ressort du chapitre 1 que la structure du paysage influence les quatre espèces de pucerons du maïs (en 2005 : le puceron bicolore des céréales, *R. padi* ; en 2006 : le puceron bicolore des céréales, *R. padi*, le puceron des céréales et du rosier, *M. dirhodum*, le puceron vert du maïs, *R. maidis* et le puceron des épis des céréales, *S. avenae*) alors que les résultats du chapitre 2 suggèrent quant à eux, qu'elle n'influence que deux des quatre groupes de prédateurs (en 2005 : les Cecidomyiidae ; en 2006 : les Neuroptera). Ce résultat se démarque de celui de la méta-analyse réalisée sur 46 études par Chaplin-Kramer *et al.* (2011) selon laquelle les ennemis naturels (prédateurs et parasitoïdes) répondent généralement plus fortement à la complexité du paysage que les ravageurs. D'après cette méta-analyse, le plus souvent, l'abondance et la diversité des

ennemis naturels ainsi que la prédation et le parasitisme qu'ils exercent, augmentent avec la complexité du paysage, alors que l'abondance des ravageurs n'est pas influencée. Les pucerons du maïs seraient donc influencés par le paysage plus fortement que la plupart des insectes ravageurs. Toutefois, étant donné que la méta-analyse de Chaplin-Kramer *et al.* (2011) inclut des études sur des systèmes de cultures très différents de celui du présent projet, cette observation serait à vérifier par d'autres études. De plus, dans le présent travail, c'est l'effet de la composition et de la configuration des différents types de cultures et de zones non cultivées qui est évalué alors que dans la méta-analyse de Chaplin-Kramer *et al.* (2011), ne sont considérés que l'effet du pourcentage de zones non cultivées (de zones naturelles ou de cultures) et de la diversité des habitats du paysage. Enfin, dans le présent travail, seul l'effet du paysage dans les 500 m de rayon a été évalué alors que dans la méta-analyse de Chaplin-Kramer *et al.* (2011), des études à différentes échelles d'analyse du paysage ont été considérées. Les précédentes études sur l'effet de la structure du paysage indiquent que les pucerons répondent à des échelles allant de 200 m à 6 km de rayon (Alignier *et al.*, 2014 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005) et les prédateurs, de quelques mètres à 20 km de rayon (Grez, Zaviezo et Gardiner, 2014 ; O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011 ; Werling *et al.*, 2011a ; Woltz, Isaacs et Landis, 2012). Dans notre étude, l'échelle considérée présente l'intérêt d'être une échelle à laquelle les producteurs agricoles peuvent agir. A cette échelle, nos résultats indiquent que l'effet de la structure du paysage serait plus fort sur les pucerons que sur leurs prédateurs.

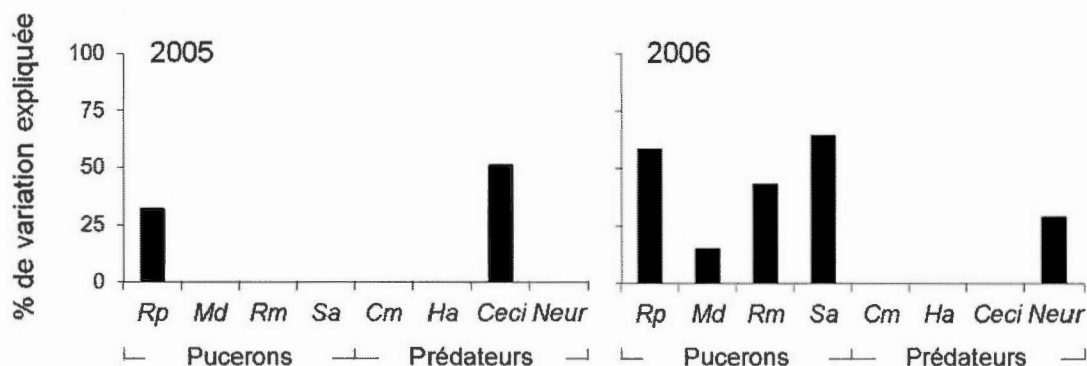


Figure D.1 : Effet de la structure du paysage des secteurs de 500 m de rayon sur l'abondance en pucerons (Rp : *R. padi*, Md : *M. dirhodum*, Rm : *R. maidis*, Sa : *S. avenae*) et sur l'abondance en prédateurs (Cm : *C. maculata*, Ha : *H. axyridis*, Ceci : Cecidomyiidae, Neur : Neuroptera) en 2005 et 2006. Cette figure présente la synthèse des figures 1.2, 2.3 et 3.4.

D.1.2. La structure du paysage : une influence qui varie à l'intérieur d'une même guild

L'influence de la structure du paysage sur les ravageurs et leurs ennemis naturels varie entre les espèces ou les familles d'une même guild (chapitres 1 et 2). De fait, l'influence de la structure du paysage n'est pas la même sur *R. padi*, *M. dirhodum*, *R. maidis*, *S. avenae* alors que ces quatre espèces se nourrissent de la sève de plants de maïs ou de céréales. De même, l'influence de la structure du paysage n'est pas la même sur les Coccinellidae, Cecidomyiidae et Neuroptera alors que ces trois groupes de prédateurs consomment des pucerons. Pour les ravageurs, ces résultats vont dans le même sens que ceux de Perovic *et al.* (2010) selon lesquels l'abondance des Cicadellidae ravageurs du coton augmente avec la présence de graminées dans le paysage, alors que celle des Thripidae du coton n'est pas influencée par la structure du paysage. Pour les prédateurs, ces résultats viennent rejoindre ceux constatés par Elliott *et al.* (2002) selon lesquels la présence de pâturage favorise la présence de la coccinelle maculée, *C. maculata*, alors qu'elle limite celle de la coccinelle à sept points, *C. septempunctata*. Cette variabilité dans l'influence du paysage sur les espèces de pucerons ou les familles de prédateurs d'une même guild serait due à des différences dans leur capacité de dispersion, leur lieu

d'hivernation et la spécificité de leur régime alimentaire. A titre d'exemple, le puceron *R. maidis*, qui ne peut hiverner au Québec, n'est pas influencé par la présence de bordures de champs dans le paysage, alors que les pucerons *R. padi* et *S. avenae*, qui ont des hôtes d'hiver dans les bordures de champs, le sont (chapitre 1).

D.1.3. Influence des cultures sur les pucerons du maïs et leurs ennemis naturels

La composition et la configuration spatiale des cultures dans les secteurs paysagers de 500 m de rayon influencent l'abondance des pucerons, des prédateurs et le ratio ennemis naturels/pucerons dans les champs de maïs (chapitres 1, 2 et 3). La présente étude confirme l'effet des zones cultivées sur les populations d'insectes (Allen et Luttrell, 2009 ; Billeter *et al.*, 2008 ; O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011 ; Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001 ; Parsa Ccanto et Rosenheim, 2011 ; Perovic *et al.*, 2010 ; Prasifka, Heinz et Minzenmayer, 2004 ; Zaller *et al.*, 2009). Plus précisément, nos résultats indiquent qu'il y a peu de pucerons, beaucoup de prédateurs et/ou un ratio ennemis naturels/pucerons élevé dans les champs inclus dans des secteurs paysagers avec beaucoup de cultures de maïs et de céréales (blé, orge ou avoine) et des champs de maïs de forme compacte (Tableau D.1). Notons qu'en raison de la variabilité de l'effet de la structure du paysage sur les populations de pucerons et d'ennemis naturels, l'identification des caractéristiques paysagères clés nécessite d'être vérifiée par d'autres études. Dans la présente étude, l'effet négatif de la concentration des hôtes cultivés des pucerons du maïs (champs de blé, orge ou avoine) sur l'abondance en pucerons dans les champs de maïs confirme la tendance observée dans la littérature selon laquelle le regroupement des champs des cultures hôtes d'un ravageur a un effet négatif ou nul sur son abondance (Allen et Luttrell, 2009 ; O'Rourke, Rienzo-Stack et Power, 2011 ; Parsa Ccanto et Rosenheim, 2011 ; Perovic *et al.*, 2010 ; Scheid, Thies, et Tschamtkke, 2011 ; Zaller *et al.*, 2008). L'hypothèse de Root (1973) qui prédit une augmentation du nombre de ravageurs spécialisés quand leurs plantes hôtes sont regroupées serait donc réfutée par les premières études à l'échelle du paysage. Pour expliquer cette observation, Parsa Ccanto et Rosenheim (2011) suggèrent que le regroupement des champs permettrait d'intercepter les ravageurs immigrants dans les champs en périphérie et de limiter ainsi leur présence dans les

champs plus au centre. De leur côté, Zhao *et al.* (2013) suggèrent que le regroupement des champs induit un effet de dilution de la densité de ravageurs, dans les cas où il y avait peu de plantes hôtes l'année d'avant.

Dans le présent travail, seuls deux résultats ne semblent pas concorder entre deux chapitres. En effet, les champs inclus dans des secteurs paysagers avec des grands champs de maïs présentent un faible contrôle des populations de pucerons (faible ratio ennemis naturels/pucerons) (chapitre 3) alors que ce sont les champs où les Cecidomyiidae sont les plus nombreux (chapitre 2). Toutefois, les Cecidomyiidae contribuent vraisemblablement moins que les Coccinellidae, les Neuroptera ou les Syrphidae à la réduction des populations de pucerons du maïs du site d'étude, car elles ne représentent que 9 % de l'ensemble des ennemis naturels comptabilisés (cf chapitre 3). De plus, elles sont connues pour consommer moins de pucerons par jour que les Coccinellidae, les Neuroptera ou les Syrphidae (Michels et Flanders, 1992 ; Völkl *et al.*, 2007).

Tableau D.1 : Effets positifs et/ou négatifs de la structure du paysage sur l'abondance en pucerons (Md : *M. dirhodum*, Rp : *R. padi*, Rm : *R. maidis*, Sa : *S. avenae*), en prédateurs (Cm : *C. maculata*, Ha : *H. axyridis*, Ceci : Cecidomyiidae, Neur : Neuroptera) et sur le ratio ennemis naturels/pucerons (D : début, M : milieu et F : fin d'été) en 2005 (5) et 2006 (6). En gras : caractéristiques paysagères qui influencent significativement les pucerons, les ennemis naturels et/ou le ratio ennemis naturels/pucerons en 2005 ou 2006. Ce tableau présente la synthèse des tableaux 1.3 et 3.1 et de la figure 2.5.

	Situations souhaitées			Situations non souhaitées		
	Peu de pucerons (chapitre 1)	Beaucoup d'ennemis naturels (chapitre 2)	Ratio ennemis naturels/pucerons élevé (chapitre 3)	Beaucoup de pucerons (chapitre 1)	Peu d'ennemis naturels (chapitre 2)	Ratio ennemis naturels/pucerons bas (chapitre 3)
CULTURES						
Beaucoup de maïs		Neur 6				
Beaucoup de soya	Sa 6		D 5			
Beaucoup de céréales						
Beaucoup de cultures de foin						
Cultures diversifiées		Ceci 5				M 5 M 6, F 6
Grands champs de maïs						
Champs de maïs de forme complexe				Rp 6, Rm 6, Sa 6		
Champs de maïs éloignés						
ZONES NON CULTIVÉES						
Beaucoup de boisés			M 5			
Beaucoup de friches	Rp 5		F 5			
Beaucoup de pâturages				Rp 6 Rp 6, Sa 6		M 6
Haute densité de bordures de champs						
Zone non cultivées diversifiées	Rp 6					
Grandes zones non cultivées			F 5			
Zones non cultivées de forme complexe	Md 6, Sa 6		F 6			
Zones non cultivées éloignées						

D.1.4. Influence des habitats non cultivés sur les pucerons du maïs et leurs ennemis naturels

La composition et la configuration spatiale des habitats non cultivés dans les secteurs paysagers de 500 m de rayon influencent fortement l'abondance des pucerons et le ratio ennemis naturels/pucerons dans les champs de maïs (chapitres 1 et 3). Ces résultats confirment l'importance des habitats non cultivés dans la répartition des populations agricoles. De fait, sept des huit caractéristiques utilisées dans l'étude pour décrire la composition et la configuration spatiale des zones non cultivées influencent soit les pucerons soit le ratio ennemis naturels/pucerons. Si les zones non cultivées incluses dans les secteurs de 500 m de rayon autour des champs de maïs ont une forte influence (positive ou négative) sur l'abondance en pucerons et sur le ratio ennemis naturels/pucerons, en revanche elles semblent ne pas avoir d'effets sur l'abondance en prédateurs (chapitre 2). Pour les Coccinellidae *C. maculata* et *H. axyridis*, nos résultats du chapitre 2 suggèrent que ces deux espèces sont très bien adaptées aux cultures et aux paysages agricoles et seraient ainsi moins dépendantes des zones non cultivées. De fait, *C. maculata* et *H. axyridis* sont connues pour se développer aussi bien dans des habitats non cultivés que dans des cultures (Finlayson, Landry et Alyokhin, 2008 ; Lucas *et al.*, 2007). Un effet des zones non cultivées sur ces espèces a toutefois été mesuré dans deux études américaines (Elliott, Kieckhefer et Beck, 2002 ; Gardiner *et al.*, 2009b). Pour les Cecidomyiidae, l'absence d'effet des habitats non cultivés a été constatée également par Maisonhaute et Lucas (2011) alors que l'étude de Rand et Tschamtké (2007) indique un effet déterminant de la proportion en habitats non cultivés sur leur abondance. Quand aux Neuroptera, d'après la seule étude concernant ce groupe, l'abondance de l'espèce *C. plorabunda* augmenterait avec la surface de prairies (Elliott *et al.*, 2002).

Plus précisément, nos résultats indiquent qu'il y a peu de pucerons et/ou un ratio ennemis naturels/pucerons élevé dans les champs inclus dans des secteurs paysagers avec beaucoup de boisés et de friches, peu de pâturages et de bordures de champs et des habitats non cultivés diversifiés, de grande taille et de forme complexe. Comme pour les habitats cultivés, en raison de la variabilité de l'effet de la structure du paysage sur les populations de pucerons et

d'ennemis naturels, l'identification des caractéristiques paysagères clés nécessite d'être vérifiée par d'autres études. Ce travail permet néanmoins de confirmer la nécessité de considérer les différents types d'habitats non cultivés et d'évaluer le potentiel de chacun d'entre eux sur le contrôle des ravageurs. En effet, conformément à ce qui est rapporté dans la littérature (Rusch *et al.*, 2013a ; Zaller *et al.*, 2008), un même ravageur ne répond pas de la même manière à la présence de boisés, friches, pâturages ou bordures de champs. En ce sens, notre étude souligne la pertinence d'aborder la complexité du paysage agricole avec l'approche de l'écologie du paysage. De fait, les outils développés en écologie du paysage permettent de prendre en compte la nature des différents types d'habitats du paysage agricole.

D.1.5. La structure du paysage : une influence fluctuant dans le temps

Nos résultats indiquent que l'influence de la structure du paysage sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels est très variable dans le temps. De fait, entre les deux années, l'intensité de l'effet du paysage varie pour les quatre espèces de pucerons et deux des groupes de prédateurs (chapitres 1 et 2). Cette variabilité inter-annuelle est constatée chez plusieurs familles d'arthropodes (Allen et Luttrell, 2009 ; Prasifka, Heinz et Minzenmayer, 2004 ; Roschewitz *et al.*, 2005 ; Schmidt et Tscharntke, 2005a). À titre d'exemple, l'étude de Schmidt et Tscharntke (2005) montre que la proportion de zones non cultivées influence l'abondance en araignées de la famille des Linyphiidae en 2001 et 2003, mais pas en 2002 (Schmidt et Tscharntke, 2005a). Les fluctuations interannuelles de l'effet du paysage sont vraisemblablement dues aux effets directs et indirects des changements de températures et de précipitations sur les populations de pucerons et d'ennemis naturels (Havelka, Landa et Landa, 2007 ; Keil, Dziock et Storch, 2008 ; Mutshinda, O'Hara et Woiwod, 2011 ; Saldana, Lima et Estay, 2007).

Nos résultats montrent aussi qu'au cours du même été, l'effet de la structure du paysage varie sur les populations de pucerons et d'ennemis naturels (chapitre 3). En juillet, seuls les habitats cultivés ont une influence alors que plus tard les habitats non cultivés ont également

une influence. Par ailleurs, la plupart des caractéristiques paysagères n'ont qu'un effet temporaire au cours de la saison. Seule l'influence de la forme des champs de maïs semble persister pendant plus d'un mois. Cette variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage était déjà montrée chez plusieurs familles d'arthropodes (Goulson *et al.*, 2010 ; Haenke *et al.*, 2009 ; Purtauf, Dauber et Wolters, 2005 ; Sarthou *et al.*, 2005 ; Schmidt *et al.*, 2005a) et sur l'intensité du parasitisme, (Roschewitz *et al.*, 2005 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005) mais pas encore sur le contrôle conjointement exercé par les prédateurs et les parasitoïdes.

D.2. Pistes pour des recherches futures

D.2.1. Meilleure connaissance de l'effet de la composition et de la configuration des cultures sur les populations de ravageurs et d'ennemis naturels

L'importance des habitats non cultivés dans la répartition des populations agricoles est soulignée par plusieurs études et confirmée par la présente étude. De fait, la présence de zones non cultivées a un effet positif sur la diversité des ennemis naturels (Billeter *et al.*, 2008 ; Costamagna, Menalled et Landis, 2004 ; Drapela *et al.*, 2008 ; Elliott *et al.*, 1998 ; Gardiner *et al.*, 2010 ; Kleijn et van Langevelde, 2006 ; Marino et Landis, 1996 ; Purtauf, Dauber et Wolters, 2005 ; Werling et Gratton, 2008 ; Winqvist *et al.*, 2011), sur le taux de parasitisme (Jonsson *et al.*, 2012 ; Kruess, 2003 ; Marino et Landis, 1996 ; Rand, van Veen et Tschamtkke, 2011 ; Roschewitz *et al.*, 2005 ; Rusch *et al.*, 2011 ; Scheid, Thies, et Tschamtkke, 2011 ; Thies, Roschewitz et Tschamtkke, 2005 ; Thies, Steffan-Dewenter et Tschamtkke, 2003 ; Thies et Tschamtkke, 1999) et pourrait aussi avoir un effet positif sur le taux de prédation (Bianchi *et al.*, 2005 ; Ostman, Ekbohm et Bengtsson, 2001 ; Werling *et al.*, 2011b ; Winqvist *et al.*, 2011). Si la création de nouvelles zones non cultivées serait donc souhaitable, réduire la surface cultivée est néanmoins difficilement acceptable pour les agriculteurs. Par ailleurs, la demande croissante en production agricole au niveau mondial limite de plus en plus cette possibilité. Il est donc nécessaire de vérifier si la mosaïque des cultures peut être organisée de

manière à favoriser un contrôle plus efficace des ravageurs. À l'intérieur d'un même champ, la culture en bandes alternées comparée à la monoculture montre des résultats prometteurs en terme de contrôle de ravageurs (Labrie, Lucas, Estevez, 2009 ; Ma *et al.*, 2007). À l'échelle du paysage, cette piste de recherche est encore trop peu explorée. En particulier, il serait pertinent de réaliser des études qui permettent d'évaluer la réponse des autres ravageurs agricoles que les pucerons à l'agrégation des champs de leurs cultures hôtes. Si les résultats concordent avec ceux observés jusqu'à maintenant (cf état des connaissances), la théorie de Root (1973), selon laquelle le nombre de ravageurs spécialisés augmente quand leurs plantes hôtes sont regroupées, pourrait être réfutée à l'échelle du paysage. Une autre piste de recherche serait de déterminer si la taille et la forme des champs du paysage influencent les populations de ravageurs et d'ennemis naturels. Si les études sur les Carabidae et les Araneae ont montré la pertinence de s'intéresser à ces deux paramètres (Bommarco, 1998 ; Duelli, Studer et Marchand, 1989 ; Oberg, 2009 ; Ostman, Ekbom et Bengtsson, 2001 ; Ostman, Ekbom, Bengtsson, *et al.*, 2001), l'influence de la taille et de la forme des champs sur les populations de ravageurs et des autres prédateurs reste largement méconnue. Par ailleurs, l'évaluation fréquente de la forme des champs par le ratio périmètre/surface rend le résultat des études difficilement interprétable, car ce ratio varie à la fois avec la taille et la forme des parcelles (Neel, McGarigal et Cushman, 2004). Connaître la réponse des principaux ravageurs à l'agrégation des champs de leurs cultures hôtes, mais aussi à la taille et la forme des champs fournirait une information essentielle aux conseillers agricoles et aux agriculteurs.

D.2.2. Meilleure connaissance de l'écologie des ennemis naturels

La qualité des recommandations d'aménagements en vue de favoriser le contrôle des insectes ravageurs repose en grande partie sur une très bonne connaissance de l'écologie des ennemis naturels qui contribuent à ce contrôle. Cependant, jusqu'à maintenant, cette connaissance est parcellaire et certaines informations essentielles comme le lieu d'hivernation ou le stade d'hivernation font défaut pour beaucoup d'ennemis naturels. En effet, si les sites

d'hivernation des Coccinellidae sont généralement identifiés (Hodek et Honek, 1996), en revanche, à notre connaissance, ceux des Chrysopidae, Hemerobiidae, Syrphidae, Cecidomyiidae et parasitoïdes de pucerons ne le sont que partiellement (cf état des connaissances). Mieux localiser et identifier les sites d'hivernation des différents ennemis naturels permettraient de recommander leur préservation.

Une autre information serait nécessaire. Il s'agit de la capacité de dispersion des différents ennemis naturels. En effet, si la plupart des ennemis naturels réalisent des vols de migration de plusieurs kilomètres lorsqu'ils sortent d'hivernation (Aubert, Aubert et Goeldlin, 1976 ; Canard et Volkovich, 2001 ; Ipert, 1999), leur capacité de dispersion après ce vol reste à explorer. Plusieurs méthodes de marquage existent et permettraient de mieux connaître les mouvements des ennemis naturels. Lavandero *et al.* (2004) en font une revue et présentent les avantages et inconvénients de ces méthodes (coloration, marque sur la cuticule, grains de pollen, bactéries, ratio C4/C3, rubidium, sucres, protéines, marqueurs moléculaires et radar). À titre d'exemple, l'utilisation par Wratten *et al.* (2003) de la technique du marquage par les grains de pollen a donné des résultats intéressants. En effet, ces auteurs ont mesuré la diffusion à partir d'une source de pollen connue en regardant le contenu stomacal des individus. Il en ressort que pendant l'été, plusieurs espèces de Syrphidae parcourraient seulement 200 m en huit heures alors qu'elles sont capables de parcourir des centaines de kilomètres lors de leur vol de migration (Aubert, Aubert et Goeldlin, 1976). Étant donné qu'une grande partie des adultes des ennemis naturels (Chrysopidae, Syrphidae, Cecidomyiidae et parasitoïdes de pucerons) se nourrit de pollen et nectar (Bianchi et Wackers, 2008 ; Hodek et Honek, 1996 ; Nijveldt, 1988 ; Robinson *et al.*, 2008 ; Stelzl et Devetak, 1999 ; Völkl *et al.*, 2007 ; Wratten *et al.*, 2003), connaître la capacité de dispersion des adultes permettrait de déterminer la distance maximale à établir entre les habitats dans lesquels ils peuvent se nourrir de pollen et nectar et les champs cultivés où l'on souhaite qu'ils pondent leurs œufs pour que leurs larves contrôlent les populations de ravageurs.

D.2.3. Meilleure connaissance de l'effet de la structure du paysage sur la réduction des populations de ravageurs par les ennemis naturels

Si la structure du paysage agricole est reconnue pour avoir un effet sur la répartition des prédateurs et des parasitoïdes (Bianchi, Booij et Tscharnkte, 2006 ; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011), son effet sur la réduction des populations de ravageurs par les ennemis naturels n'a que rarement été évalué (Bennett et Gratton, 2012 ; Bianchi, Booij et Tscharnkte, 2006 ; Chaplin-Kramer *et al.*, 2011 ; Furlong et Zalucki, 2010). Plusieurs expérimentations dans des mésocosmes ont permis de mettre en évidence des réductions significatives de populations de pucerons en présence d'un ou plusieurs prédateurs (Cardinale *et al.*, 2003 ; Snyder *et al.*, 2006 ; Straub et Snyder, 2008). Des expériences d'exclusion en champs ont permis d'évaluer l'effet relatif exercé sur des populations de pucerons par les différents types d'ennemis naturels en fonction de leur taille et leur mode de déplacement (Costamagna, Landis et Brewer, 2008 ; Schmidt *et al.*, 2003). Notons, en particulier, l'étude de Costamagna, Landis et Brewer (2008) pour laquelle des filets de différentes tailles de mailles ont été installés en champ de soya sur des enclos de 9,1 x 27,4 m. Des filets à mailles très fines ne laissaient passer aucun insecte, des filets avec des mailles de 0,2 cm ne laissaient passer que les insectes de petite taille dont les pucerons, les parasitoïdes et les petits prédateurs et enfin des filets de 5 cm laissaient passer tous les prédateurs. Les auteurs ont obtenu une forte réduction des populations de pucerons dans le traitement qui permettait le passage des grands prédateurs, mais une faible réduction dans celui qui ne permettait le passage que des petits prédateurs et des parasitoïdes. Pour leur part, Gardiner *et al.* (2009a) ont adapté cette technique pour étudier l'effet du contexte paysager sur la réduction de pucerons du soya. Pour ce faire, ils ont comparé des populations de pucerons sur des plants couverts par un filet de mailles très fines (0,65 x 0,17 mm) et des populations de pucerons non couvertes de filets. Une forte réduction des populations de pucerons a été constatée dans le traitement qui permettait le passage des prédateurs. Elle était plus prononcée dans un paysage diversifié avec beaucoup de boisés, mais peu de champs de maïs et de soya. Une telle expérience serait à reproduire pour différents ravageurs, mais aussi avec des filets de mailles de tailles différentes. Ces études permettraient d'identifier les paysages les plus propices au contrôle

des ravageurs, mais aussi d'évaluer si le paysage exerce une même influence sur le contrôle effectué par les grands prédateurs et celui effectué par les parasitoïdes et les petits prédateurs.

D.3. Quelques pistes pour l'aménagement des paysages agricoles

Afin de limiter la présence de pucerons dans les champs de maïs grain, des aménagements du paysage agricole peuvent être recommandés. Tout d'abord, il apparaît important de prendre en compte la nature des différentes zones non cultivées et cultivées car une approche binaire du paysage (zones cultivées *versus* zones non cultivées) apparaît comme insuffisante. Pour élaborer ces recommandations, seules ont été considérées les caractéristiques paysagères déterminantes pour au moins 2 indices (abondance en pucerons, abondances en prédateurs ou ratio ennemis naturels/pucerons). Étant donné la variabilité des résultats de cette étude, les recommandations que nous en avons tirées en matière d'aménagement sont à vérifier par des études à plus long terme. Notons que ces recommandations pour les champs de maïs grain pourront aussi être adaptées pour les autres cultures hôtes des pucerons du maïs (maïs sucré, blé, orge et avoine). Afin de limiter les populations de pucerons dans les champs de maïs grain, les résultats de cette thèse suggèrent donc de (Figure D.2) :

- favoriser la présence de friches (chapitres 1 et 3),
- favoriser la présence de cultures de céréales (chapitres 1 et 3),
- limiter la présence de pâturages (chapitres 1 et 3),
- favoriser la présence de zones non cultivées de forme complexe (chapitres 1 et 3),
- favoriser la présence de champs de maïs de forme simple (chapitres 1 et 3).

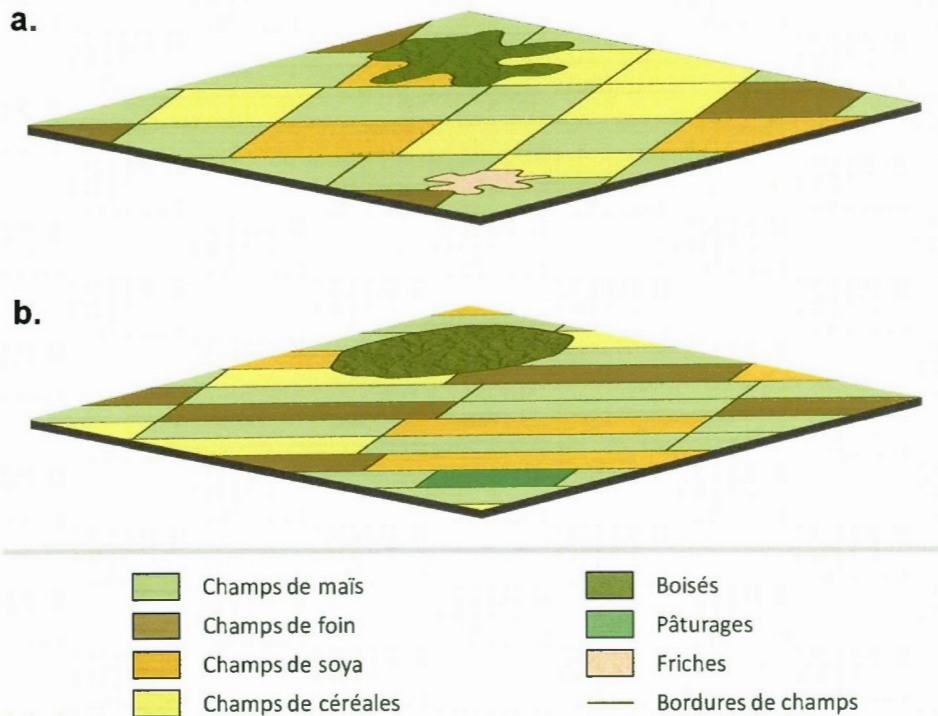


Figure D.2 : a. Paysage agricole avec des champs de maïs présentant peu de pucerons, beaucoup d'ennemis naturels et/ou un ratio ennemis naturels/pucerons élevé. b. Paysage agricole avec des champs de maïs présentant beaucoup de pucerons, peu d'ennemis naturels et/ou un faible ratio ennemis naturels/pucerons. Cette figure présente la synthèse des résultats des chapitres 1, 2 et 3.

Par ailleurs, nos résultats soulignent la nécessité de tenir compte de la variabilité intra-annuelle de l'effet de la structure du paysage sur le contrôle des pucerons exercé par les ennemis naturels. Ainsi, les recommandations d'aménagement du paysage agricole doivent être élaborées en fonction de la période de vulnérabilité des plantes cultivées et des pics d'abondance des principaux ravageurs. À titre d'exemple, pour les cultures de soya, les aménagements à privilégier sont ceux qui permettraient de limiter les populations de pucerons jusqu'au stade R5 (fin de croissance des gousses). De fait, ce stade passé, les plants sont capables de supporter de plus fortes densités de pucerons sans impact sur le rendement (Ragsdale *et al.*, 2007).

En définitive, ce travail de recherche confirme l'effet prépondérant du paysage sur le contrôle des ravageurs et donc le potentiel de l'aménagement du paysage agricole pour réduire efficacement les populations de ravageurs dans les cultures. Afin d'émettre des recommandations d'aménagement fiables, une meilleure connaissance de l'écologie des ennemis naturels, mais aussi de l'influence des différents habitats cultivés et non cultivés sur l'intensité du contrôle des ravageurs sont nécessaires. Ainsi, en permettant de réduire l'usage des pesticides, l'aménagement du paysage agricole permettra au territoire agricole de fournir un cadre de vie plus sain pour les humains, la faune et la flore tout en conservant son rôle de production alimentaire.

ANNEXE I

32 revues scientifiques qui ont publié des articles sur l'effet de la structure du paysage agricole sur les arthropodes depuis 1995. Ces articles ont été trouvés sur la base de données « Web of science » à partir des mots clés [Landscape*] AND [field* OR agric* OR crop*].

Ils ont également été trouvés dans des articles.

Acta Phytopathologica Et Entomologica Hungarica, Agricultural and Forest Entomology, Agriculture Ecosystems & Environment, Basic and Applied Ecology, BioControl, Biodiversity and Conservation, Biological Control, Bulletin OILB/SROP, Community and Ecosystem ecology, Crop Protection, Diversity and Distributions, Ecography, Ecological Applications, Ecological Studies, Ecology Letters, Ecological Entomology, Environmental Entomology, European Journal of Environmental Sciences, European Journal of Entomology, Global Change Biology Bioenergy, Global Ecology and Biogeography, Journal of Animal Ecology, Journal of Applied Ecology, Journal of Applied Entomology, Journal of Biogeography, Journal of Entomological Science, Journal of Insect Conservation, Landscape and Urban Planning, Landscape Ecology, Nature, Oecologia, Oikos, Population Ecology, Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences et Science.

ANNEXE II

Pearson correlations between the abundance of the four corn aphid species in 2005 and 2006.

In bold: significant correlations ($p < 0.05$). n.a.: the abundance of the corn leaf aphid was not analysed in 2005 because this species was present only in three fields.

		Bird cherry-oat aphid	Rose-grain aphid	Corn leaf aphid	Grain aphid
2005	Bird cherry-oat aphid	1	-0.05	n.a.	0.47
	Rose-grain aphid	-0.05	1	n.a.	0.09
	Corn leaf aphid	n.a.	n.a.	n.a.	n.a.
	Grain aphid	0.47	0.09	n.a.	1
2006	Bird cherry-oat aphid	1	0.56	0.52	0.69
	Rose-grain aphid	0.56	1	0.14	0.42
	Corn leaf aphid	0.52	0.14	1	0.02
	Grain aphid	0.69	0.42	0.02	1

ANNEXE III

Mean \pm standart deviation (minimum – maximum) of variables that describe the sampling field characteristics and the agronomic characteristics of the sampling fields. Precocity of plant development : mean of corn plants with panicle in 7/7, 20/7 and 3/8. Weed cover : mean cover of weed within a radius of 0.5 m centred on each corn plants over the 7 sampling dates. *m.d.*: missing data. pce/abs : presence/absence (presence=1, absence=0).

	2005	2006
Field characteristics :		
Clay soil (pce/abs)	0.29 \pm 0.47 (0 - 1)	0.20 \pm 0.41 (0 - 1)
Clay loam soil (pce/abs)	0.29 \pm 0.47 (0 - 1)	0.25 \pm 0.44 (0 - 1)
Sandy soil (pce/abs)	0.41 \pm 0.51 (0 - 1)	0.55 \pm 0.51 (0 - 1)
Size of the corn plants (m)	<i>m.d.</i>	2.94 \pm 0.32 (2.25 - 3.38)
Precocity of plant development	10.9 \pm 3.0 (6.0 – 15.0)	8.9 \pm 3.8 (0 – 13.3)
Weed cover (%)	22.5 \pm 5.0 (16.2 – 31.8)	18.5 \pm 8.0 (12.5 – 40.5)
Agonomic characteristics of the fields :		
Previous year with corn (pce/abs)	0.35 \pm 0.49 (0 - 1)	0.60 \pm 0.50 (0 - 1)
Previous year with cereals (pce/abs)	0.29 \pm 0.47 (0 - 1)	0.10 \pm 0.31 (0 - 1)
Corn borer resistance (pce/abs)	0.18 \pm 0.39 (0 - 1)	0.25 \pm 0.44 (0 - 1)
Herbicide resistance (pce/abs)	0.29 \pm 0.47 (0 - 1)	0.50 \pm 0.51 (0 - 1)
Insecticide-coated seeds (pce/abs)	0.65 \pm 0.47 (0 - 1)	0.94 \pm 0.25 (0 - 1)
Organic fertilisation (pce/abs)	0.59 \pm 0.51 (0 - 1)	0.55 \pm 0.51 (0 - 1)
Amount of nitrogen fertilizers (kg/ha)	120 \pm 58 (31 - 228)	182 \pm 88 (80 - 410)
Tillage (pce/abs)	0.59 \pm 0.51 (0 - 1)	0.65 \pm 0.49 (0 - 1)
Mecanical weeding (pce/abs)	0.53 \pm 0.51 (0 - 1)	0.20 \pm 0.41 (0 - 1)

ANNEXE IV

Abbreviation of the name of the landscape variables, sampling field characteristics, and the agronomic characteristics of the sampling fields.

Crop variables :	Corn area (%)	Cor
	Soy area (%)	Soy
	Cereal area (%)	Cer
	Hay area (without grass)(%)	Hng
	Hay area (with grass)(%)	Lwg
	Crop diversity (Shannon)	Shc
	Cornfield size (ha)	Csi
	Cornfield shape	Csh
	Distance between cornfields (m)	Cdi
Noncrop variables :	Woodlot area (%)	Woo
	Fallow area (%)	Fal
	Pasture area (%)	Pas
	Field border density (m/ha)	Bde
	Noncrop diversity (Shannon)	ShN
	Noncrop patch size (ha)	Nsi
	Noncrop patch shape	Nsh
	Distance between noncrop patches (m)	Ndi
Field characteristics :	Clay soil (pce/abs)	Cla
	Clay loam soil (pce/abs)	Lcl
	Sandy soil (pce/abs)	San
	Size of the corn plants (m)	Sco
	Precocity of plant development	Dvt
	Weed cover (%)	Wee
Agronomic characteristics :	Previous year with corn (pce/abs)	Co1
	Previous year with cereals (pce/abs)	Ce1
	Corn borer resistance (pce/abs)	Rcb
	Herbicide resistance (pce/abs)	Rhe
	Insecticide-coated seeds (pce/abs)	Ics
	Organic fertilisation (pce/abs)	For
	Amount of nitrogen fertilizers (kg/ha)	Nto
	Tillage (pce/abs)	Til
	Mecanical weeding (pce/abs)	Mwe

ANNEXE V

Pearson correlations between the landscape variables, the sampling field characteristics, and the agronomic characteristics of the sampling fields in 2005 (see annexe IV for the variable names). In bold: $p < 0.05$.

	Cor	Soy	Cer	Hng	Hwg	Shc	Csi	Csh	Cdi	Woo	Fal	Pas	Bde	ShN	Nsi	Nsh	Ndi
Cor	1	-0,2	0,1	-0,3	-0,3	-0,5	0,4	-0,5	-0,4	-0,3	-0,1	-0,1	-0,7	-0,3	-0,3	-0,2	-0,3
Soy	-0,2	1	-0,3	0,0	-0,1	0,2	0,5	0,2	0,5	-0,3	-0,4	-0,3	0,0	-0,4	-0,3	-0,3	0,7
Cer	0,1	-0,3	1	-0,2	-0,1	0,2	-0,1	-0,2	-0,4	0,2	-0,3	-0,1	-0,3	-0,2	0,1	-0,1	-0,3
Hng	-0,3	0,0	-0,2	1	0,5	0,5	-0,3	0,7	0,2	-0,2	-0,2	0,0	0,2	0,3	-0,3	-0,3	0,1
Hwg	-0,3	-0,1	-0,1	0,5	1	0,7	-0,1	0,2	0,4	-0,4	-0,3	0,0	0,3	0,3	-0,3	-0,3	0,4
Shc	-0,5	0,2	0,2	0,5	0,7	1	-0,1	0,4	0,1	-0,4	-0,6	-0,1	0,4	-0,1	-0,4	-0,5	0,3
Csi	0,4	0,5	-0,1	-0,3	-0,1	-0,1	1	-0,2	0,1	-0,4	-0,4	-0,4	-0,4	-0,5	-0,3	-0,3	0,5
Csh	-0,5	0,2	-0,2	0,7	0,2	0,4	-0,2	1	0,4	0,0	-0,1	-0,1	0,4	0,2	0,0	-0,2	0,4
Cdi	-0,4	0,5	-0,4	0,2	0,4	0,1	0,1	0,4	1	-0,3	-0,1	-0,1	0,3	0,3	-0,2	-0,2	0,7
Woo	-0,3	-0,3	0,2	-0,2	-0,4	-0,4	-0,4	0,0	-0,3	1	0,5	-0,2	-0,1	0,1	0,9	0,8	-0,4
Fal	-0,1	-0,4	-0,3	-0,2	-0,3	-0,6	-0,4	-0,1	-0,1	0,5	1	0,3	0,2	0,5	0,5	0,7	-0,4
Pas	-0,1	-0,3	-0,1	0,0	0,0	-0,1	-0,4	-0,1	-0,1	-0,2	0,3	1	0,4	0,1	-0,1	0,0	-0,3
Bde	-0,7	0,0	-0,3	0,2	0,3	0,4	-0,4	0,4	0,3	-0,1	0,2	0,4	1	0,3	0,0	0,0	0,2
ShN	-0,3	-0,4	-0,2	0,3	0,3	-0,1	-0,5	0,2	0,3	0,1	0,5	0,1	0,3	1	0,1	0,2	-0,1
Nsi	-0,3	-0,3	0,1	-0,3	-0,3	-0,4	-0,3	0,0	-0,2	0,9	0,5	-0,1	0,0	0,1	1	0,8	-0,2
Nsh	-0,2	-0,3	-0,1	-0,3	-0,3	-0,5	-0,3	-0,2	-0,2	0,8	0,7	0,0	0,0	0,2	0,8	1	-0,3
Ndi	-0,3	0,7	-0,3	0,1	0,4	0,3	0,5	0,4	0,7	-0,4	-0,4	-0,3	0,2	-0,1	-0,2	-0,3	1
Clc	0,4	0,2	0,5	-0,4	-0,4	-0,1	0,4	-0,2	-0,3	-0,1	-0,3	-0,2	-0,3	-0,4	-0,2	-0,2	0,2
Lcl	-0,4	0,0	-0,1	0,8	0,6	0,7	-0,2	0,6	0,2	-0,2	-0,3	-0,2	0,3	0,3	-0,2	-0,3	0,1
San	0,0	-0,2	-0,4	-0,3	-0,2	-0,5	-0,2	-0,3	0,0	0,3	0,6	0,4	0,0	0,1	0,4	0,5	-0,2
Dvt	0,1	0,2	0,1	0,0	-0,1	0,2	0,0	0,0	0,1	-0,3	-0,4	0,1	0,0	-0,2	-0,4	-0,3	0,0
Wee	0,4	0,0	0,2	-0,2	0,1	-0,1	0,0	-0,4	0,1	0,0	-0,2	-0,2	-0,5	0,1	-0,2	-0,1	0,1
Col	0,0	0,3	-0,1	-0,4	-0,2	-0,2	0,2	0,0	0,1	-0,3	0,2	0,4	0,2	-0,2	-0,1	-0,1	0,3
Cel	0,2	-0,2	-0,1	0,4	0,7	0,3	-0,1	0,0	0,2	-0,3	-0,3	-0,2	-0,2	0,3	-0,2	-0,3	0,1
Rcb	-0,4	0,5	-0,2	0,2	0,6	0,4	0,0	0,3	0,7	-0,3	-0,2	-0,2	0,1	0,2	-0,1	-0,1	0,7
Rhe	-0,1	0,7	0,0	0,0	-0,3	0,0	0,4	0,4	0,1	-0,2	-0,3	-0,2	0,0	-0,3	-0,2	-0,4	0,4
Ics	0	0,1	-0,4	0,2	-0,2	-0,2	-0,3	0,2	-0	0,4	0,3	0,5	-0,1	0,1	0,2	-0	-0
For	0,5	-0,3	-0,1	0,0	0,0	-0,2	0,0	-0,5	-0,3	-0,2	0,2	0,3	-0,3	0,3	-0,3	-0,1	-0,6
Nto	0,0	-0,1	0,4	0,1	0,2	0,2	0,0	0,2	0,2	-0,1	-0,2	-0,2	-0,1	0,0	0,2	0,0	0,1
Til	-0,4	0,3	0,2	0,0	0,0	0,1	0,0	0,3	0,1	0,2	-0,2	0,0	-0,1	-0,2	0,1	0,0	0,4
Mwe	0,1	-0,4	-0,2	0,3	0,4	0,1	-0,1	0,2	0,0	-0,4	0,0	0,4	0,3	0,1	-0,3	-0,3	0,1

ANNEXE V (suite)

Pearson correlations between the landscape variables, the sampling field characteristics, and the agronomic characteristics of the sampling fields in 2005 (see annexe IV for the variable names). In bold: $p < 0.05$.

	Cla	Lcl	San	Dvt	Wee	Col	Cel	Rcb	Rhe	Ics	For	Nto	Til	Mwe
Cor	0,4	-0,4	0,0	0,1	0,4	0,0	0,2	-0,4	-0,1	0,0	0,5	0,0	-0,4	0,1
Soy	0,2	0,0	-0,2	0,2	0,0	0,3	-0,2	0,5	0,7	0,1	-0,3	-0,1	0,3	-0,4
Cer	0,5	-0,1	-0,4	0,1	0,2	-0,1	-0,1	-0,2	0,0	-0,4	-0,1	0,4	0,2	-0,2
Hng	-0,4	0,8	-0,3	0,0	-0,2	-0,4	0,4	0,2	0,0	0,2	0,0	0,1	0,0	0,3
Hwg	-0,4	0,6	-0,2	-0,1	0,1	-0,2	0,7	0,6	-0,3	-0,2	0,0	0,2	0,0	0,4
Shc	-0,1	0,7	-0,5	0,2	-0,1	-0,2	0,3	0,4	0,0	-0,2	-0,2	0,2	0,1	0,1
Csi	0,4	-0,2	-0,2	0,0	0,0	0,2	-0,1	0,0	0,4	-0,3	0,0	0,0	0,0	-0,1
Csh	-0,2	0,6	-0,3	0,0	-0,4	0,0	0,0	0,3	0,4	0,2	-0,5	0,2	0,3	0,2
Cdi	-0,3	0,2	0,0	0,1	0,1	0,1	0,2	0,7	0,1	0,0	-0,3	0,2	0,1	0,0
Woo	-0,1	-0,2	0,3	-0,3	0,0	-0,3	-0,3	-0,3	-0,2	0,4	-0,2	-0,1	0,2	-0,4
Fal	-0,3	-0,3	0,6	-0,4	-0,2	0,2	-0,3	-0,2	-0,3	0,3	0,2	-0,2	-0,2	0,0
Pas	-0,2	-0,2	0,4	0,1	-0,2	0,4	-0,2	-0,2	-0,2	0,5	0,3	-0,2	0,0	0,4
Bde	-0,3	0,3	0,0	0,0	-0,5	0,2	-0,2	0,1	0,0	-0,1	-0,3	-0,1	-0,1	0,3
ShN	-0,4	0,3	0,1	-0,2	0,1	-0,2	0,3	0,2	-0,3	0,1	0,3	0,0	-0,2	0,1
Nsi	-0,2	-0,2	0,4	-0,4	-0,2	-0,1	-0,2	-0,1	-0,2	0,2	-0,3	0,2	0,1	-0,3
Nsh	-0,2	-0,3	0,5	-0,3	-0,1	-0,1	-0,3	-0,1	-0,4	0,0	-0,1	0,0	0,0	-0,3
Ndi	0,2	0,1	-0,2	0,0	0,1	0,3	0,1	0,7	0,4	0,0	-0,6	0,1	0,4	0,1
Cla	1	-0,4	-0,5	0,0	0,3	0,3	-0,4	-0,3	0,4	-0,2	-0,2	-0,1	0,3	-0,2
Lcl	-0,4	1	-0,5	0,1	-0,2	-0,5	0,4	0,4	-0,1	-0,3	0,0	0,3	-0,2	0,1
San	-0,5	-0,5	1	0,0	-0,1	0,1	0,0	-0,1	-0,3	0,4	0,2	-0,2	0,0	0,1
Dvt	0,0	0,1	0,0	1	0,2	-0,3	0,1	0,2	0,0	-0,1	0,0	0,0	-0,2	-0,2
Wee	0,3	-0,2	-0,1	0,2	1	-0,2	0,4	0,2	-0,2	0,4	0,0	-0,1	0,1	-0,1
Col	0,3	-0,5	0,1	-0,3	-0,2	1	-0,5	0,0	0,6	0,3	-0,1	-0,1	0,4	0,2
Cel	-0,4	0,4	0,0	0,1	0,4	-0,5	1	0,4	-0,4	-0,1	0,3	0,2	-0,2	0,3
Rcb	-0,3	0,4	-0,1	0,2	0,2	0,0	0,4	1	0,0	-0,2	-0,2	0,5	0,1	-0,2
Rhe	0,4	-0,1	-0,3	0,0	-0,2	0,6	-0,4	0,0	1	0,3	-0,2	-0,1	0,5	-0,2
Ics	-0,2	-0,3	0,4	-0,1	0,4	0,3	-0,1	-0,2	0,3	1	-0,1	-0,8	0,6	0,3
For	-0,2	0,0	0,2	0,0	0,0	-0,1	0,3	-0,2	-0,2	-0,1	1	0,0	-0,5	-0,1
Nto	-0,1	0,3	-0,2	0,0	-0,1	-0,1	0,2	0,5	-0,1	-0,8	0,0	1	-0,2	-0,2
Til	0,3	-0,2	0,0	-0,2	0,1	0,4	-0,2	0,1	0,5	0,6	-0,5	-0,2	1	-0,1
Mwe	-0,2	0,1	0,1	-0,2	-0,1	0,2	0,3	-0,2	-0,2	0,3	-0,1	-0,2	-0,1	1

ANNEXE VI

Pearson correlations between the landscape variables, the sampling field characteristics, and the agronomic characteristics of the sampling fields in 2006 (see annexe IV for the variable names). In bold: $p < 0.05$.

	Cor	Soy	Cer	Hng	Hwg	Shc	Csi	Csh	Cdi	Woo	Fal	Pas	Bde	ShN	Nsi	Nsh	Ndi
Cor	1	0,1	-0,2	-0,2	-0,2	-0,5	0,3	-0,1	-0,6	-0,2	-0,3	-0,2	-0,1	-0,2	-0,2	0,0	0,3
Soy	0,1	1	-0,1	-0,2	0,2	0,2	0,2	0,0	0,3	-0,4	-0,4	0,2	-0,1	-0,2	-0,3	-0,5	0,1
Cer	-0,2	-0,1	1	-0,2	0,0	0,2	-0,1	0,3	0,4	-0,3	-0,4	0,2	-0,3	-0,4	-0,1	-0,4	0,0
Hng	-0,2	-0,2	-0,2	1	0,2	0,2	-0,1	-0,2	-0,2	-0,1	-0,1	-0,2	0,0	0,0	-0,2	0,1	0,0
Hwg	-0,2	0,2	0,0	0,2	1	0,5	-0,2	0,5	0,2	-0,4	-0,4	-0,1	0,2	-0,6	-0,3	-0,4	0,3
Shc	-0,5	0,2	0,2	0,2	0,5	1	-0,3	0,1	0,2	-0,3	-0,3	0,1	0,3	-0,3	0,0	-0,4	0,1
Csi	0,3	0,2	-0,1	-0,1	-0,2	-0,3	1	0,1	0,3	-0,2	0,1	0,1	-0,4	0,0	-0,3	-0,3	0,2
Csh	-0,1	0,0	0,3	-0,2	0,5	0,1	0,1	1	0,4	-0,5	-0,3	0,5	0,4	-0,3	-0,6	-0,4	0,1
Cdi	-0,6	0,3	0,4	-0,2	0,2	0,2	0,3	0,4	1	-0,2	0,0	0,4	0,0	-0,1	-0,3	-0,3	-0,2
Woo	-0,2	-0,4	-0,3	-0,1	-0,4	-0,3	-0,2	-0,5	-0,2	1	0,5	-0,4	-0,2	0,5	0,7	0,5	-0,3
Fal	-0,3	-0,4	-0,4	-0,1	-0,4	-0,3	0,1	-0,3	0,0	0,5	1	-0,2	0,1	0,8	0,4	0,6	-0,3
Pas	-0,2	0,2	0,2	-0,2	-0,1	0,1	0,1	0,5	0,4	-0,4	-0,2	1	0,2	0,0	-0,4	-0,3	-0,3
Bde	-0,1	-0,1	-0,3	0,0	0,2	0,3	-0,4	0,4	0,0	-0,2	0,1	0,2	1	0,3	-0,2	0,2	-0,1
ShN	-0,2	-0,2	-0,4	0,0	-0,6	-0,3	0,0	-0,3	-0,1	0,5	0,8	0,0	0,3	1	0,2	0,5	-0,4
Nsi	-0,2	-0,3	-0,1	-0,2	-0,3	0,0	-0,3	-0,6	-0,3	0,7	0,4	-0,4	-0,2	0,2	1	0,4	-0,1
Nsh	0,0	-0,5	-0,4	0,1	-0,4	-0,4	-0,3	-0,4	-0,3	0,5	0,6	-0,3	0,2	0,5	0,4	1	-0,1
Ndi	0,3	0,1	0,0	0,0	0,3	0,1	0,2	0,1	-0,2	-0,3	-0,3	-0,3	-0,1	-0,4	-0,1	-0,1	1
Cl	0,1	-0,1	0,2	-0,2	-0,1	-0,2	0,0	0,4	0,1	-0,2	-0,3	0,7	0,1	-0,1	-0,2	-0,1	-0,2
Lcl	0,0	0,3	0,2	-0,2	0,6	0,2	-0,2	0,4	0,1	-0,3	-0,3	-0,3	0,2	-0,4	-0,1	-0,5	0,2
San	-0,1	-0,2	-0,3	0,3	-0,4	0,0	0,2	-0,7	-0,2	0,4	0,5	-0,3	-0,2	0,4	0,3	0,5	-0,1
Sco	0,3	-0,2	0,0	0,1	0,0	-0,1	0,2	0,2	-0,2	0,1	-0,2	-0,1	-0,1	-0,2	0,1	-0,4	0,0
Dvt	-0,2	0,1	0,1	-0,1	0,1	0,2	0,2	0,0	0,2	0,2	-0,2	0,1	-0,4	-0,3	0,1	-0,5	0,1
Wee	0,0	0,0	-0,2	-0,2	-0,2	0,0	-0,1	-0,1	-0,1	-0,1	0,4	0,2	0,4	0,5	0,2	0,4	-0,3
Col	-0,1	0,4	-0,1	0,2	0,1	0,2	-0,1	0,1	0,2	-0,3	-0,1	0,1	0,4	0,0	-0,5	0,0	0,3
Cel	0,2	0,1	0,2	0,1	0,0	0,2	0,1	-0,3	-0,2	-0,1	-0,1	-0,3	-0,4	-0,1	0,1	-0,3	-0,1
Rcb	0,0	-0,3	0,3	0,2	-0,1	0,3	-0,1	-0,1	-0,2	0,0	-0,2	0,2	-0,1	-0,1	0,0	-0,3	-0,2
Rhe	0,2	0,2	0,3	-0,4	-0,2	-0,2	-0,3	-0,1	0,0	-0,2	-0,1	0,2	-0,1	0,0	0,0	0,1	-0,1
Ics	-0,4	0,1	-0,1	0,1	0,2	0,1	-0,5	0,0	0,1	0,2	0,2	0,2	0,2	0,2	0,0	0,0	-0,7
For	-0,2	0,2	-0,5	0,0	0,0	-0,1	0,0	-0,1	0,0	0,1	0,4	0,1	0,2	0,4	0,1	0,4	-0,4
Nto	-0,2	0,2	0,2	0,2	0,3	0,4	-0,1	0,2	0,1	-0,4	-0,2	0,4	-0,2	-0,4	-0,2	-0,3	0,1
Til	-0,2	-0,3	0,4	0,3	0,3	0,4	-0,2	0,2	0,2	-0,2	-0,3	0,0	0,1	-0,2	-0,3	-0,2	0,3
Mwe	0,0	-0,2	0,3	0,0	0,0	0,3	-0,1	0,1	-0,2	-0,3	0,0	0,2	0,1	-0,1	-0,2	-0,3	-0,1

ANNEXE VI (suite)

Pearson correlations between the landscape variables, the sampling field characteristics, and the agronomic characteristics of the sampling fields in 2006 (see annexe IV for the variable names). In bold: $p < 0.05$.

	Cl	Lcl	San	Sco	Dvt	Wee	Col	Cel	Rcb	Rhe	Ics	For	Nto	Til	Mwe
Cor	0,1	0,0	-0,1	0,3	-0,2	0,0	-0,1	0,2	0,0	0,2	-0,4	-0,2	-0,2	-0,2	0,0
Soy	-0,1	0,3	-0,2	-0,2	0,1	0,0	0,4	0,1	-0,3	0,2	0,1	0,2	0,2	-0,3	-0,2
Cer	0,2	0,2	-0,3	0,0	0,1	-0,2	-0,1	0,2	0,3	0,3	-0,1	-0,5	0,2	0,4	0,3
Hng	-0,2	-0,2	0,3	0,1	-0,1	-0,2	0,2	0,1	0,2	-0,4	0,1	0,0	0,2	0,3	0,0
Hwg	-0,1	0,6	-0,4	0,0	0,1	-0,2	0,1	0,0	-0,1	-0,2	0,2	0,0	0,3	0,3	0,0
Shc	-0,2	0,2	0,0	-0,1	0,2	0,0	0,2	0,2	0,3	-0,2	0,1	-0,1	0,4	0,4	0,3
Csi	0,0	-0,2	0,2	0,2	0,2	-0,1	-0,1	0,1	-0,1	-0,3	-0,5	0,0	-0,1	-0,2	-0,1
Csh	0,4	0,4	-0,7	0,2	0,0	-0,1	0,1	-0,3	-0,1	-0,1	0,0	-0,1	0,2	0,2	0,1
Cdi	0,1	0,1	-0,2	-0,2	0,2	-0,1	0,2	-0,2	-0,2	0,0	0,1	0,0	0,1	0,2	-0,2
Woo	-0,2	-0,3	0,4	0,1	0,2	-0,1	-0,3	-0,1	0,0	-0,2	0,2	0,1	-0,4	-0,2	-0,3
Fal	-0,3	-0,3	0,5	-0,2	-0,2	0,4	-0,1	-0,1	-0,2	-0,1	0,2	0,4	-0,2	-0,3	0,0
Pas	0,7	-0,3	-0,3	-0,1	0,1	0,2	0,1	-0,3	0,2	0,2	0,2	0,1	0,4	0,0	0,2
Bde	0,1	0,2	-0,2	-0,1	-0,4	0,4	0,4	-0,4	-0,1	-0,1	0,2	0,2	-0,2	0,1	0,1
ShN	-0,1	-0,4	0,4	-0,2	-0,3	0,5	0,0	-0,1	-0,1	0,0	0,2	0,4	-0,4	-0,2	-0,1
Nsi	-0,2	-0,1	0,3	0,1	0,1	0,2	-0,5	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	-0,2	-0,3	-0,2
Nsh	-0,1	-0,5	0,5	-0,4	-0,5	0,4	0,0	-0,3	-0,3	0,1	0,0	0,4	-0,3	-0,2	-0,3
Ndi	-0,2	0,2	-0,1	0,0	0,1	-0,3	0,3	-0,1	-0,2	-0,1	-0,7	-0,4	0,1	0,3	-0,1
Cl	1	-0,3	-0,6	0,2	0,3	0,2	-0,1	-0,2	0,0	0,3	0,1	-0,1	0,3	0,1	0,1
Lcl	-0,3	1	-0,6	0,2	0,0	-0,2	0,0	0,2	-0,1	0,1	0,1	-0,2	-0,1	-0,1	0,0
San	-0,6	-0,6	1	-0,4	-0,2	0,0	0,1	0,0	0,1	-0,3	-0,3	0,2	-0,2	0,0	-0,1
Sco	0,2	0,2	-0,4	1	0,3	-0,3	-0,4	0,2	0,4	-0,3	-0,1	-0,3	-0,1	0,0	0,0
Dvt	0,3	0,0	-0,2	0,3	1	-0,4	-0,2	0,2	0,1	-0,3	0,1	-0,2	0,2	0,1	0,1
Wee	0,2	-0,2	0,0	-0,3	-0,4	1	-0,1	0,1	-0,3	0,4	0,2	0,6	-0,2	-0,3	0,1
Col	-0,1	0,0	0,1	-0,4	-0,2	-0,1	1	-0,4	-0,2	0,0	-0,2	-0,1	0,1	0,3	-0,1
Cel	-0,2	0,2	0,0	0,2	0,2	0,1	-0,4	1	0,2	0,0	0,1	0,0	-0,2	-0,1	0,3
Rcb	0,0	-0,1	0,1	0,4	0,1	-0,3	-0,2	0,2	1	-0,1	0,1	-0,6	0,2	0,2	0,6
Rhe	0,3	0,1	-0,3	-0,3	-0,3	0,4	0,0	0,0	-0,1	1	0,3	-0,1	0,2	-0,1	0,0
Ics	0,1	0,1	-0,3	-0,1	0,1	0,2	-0,2	0,1	0,1	0,3	1	0,3	0,1	-0,2	0,1
For	-0,1	-0,2	0,2	-0,3	-0,2	0,6	-0,1	0,0	-0,6	-0,1	0,3	1	-0,1	-0,5	-0,3
Nto	0,3	-0,1	-0,2	-0,1	0,2	-0,2	0,1	-0,2	0,2	0,2	0,1	-0,1	1	0,2	0,3
Til	0,1	-0,1	0,0	0,0	0,1	-0,3	0,3	-0,1	0,2	-0,1	-0,2	-0,5	0,2	1	0,1
Mwe	0,1	0,0	-0,1	0,0	0,1	0,1	-0,1	0,3	0,6	0,0	0,1	-0,3	0,3	0,1	1

ANNEXE VII

Fortes corrélations de Pearson entre une variable paysagère sélectionnée et les autres variables (variables paysagères, caractéristiques agronomiques et caractéristiques des champs). Seules les corrélations de plus de 0.80 sont indiquées.

	Variables paysagères sélectionnées	Variables corrélées	Corrélation
2005	Surface boisée	Taille des zones non cultivées	0.87
	Taille des zones non cultivées	Surface boisée	0.87
		Forme des zones non cultivées	0.81
2006	-		

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- A'Brook, J. (1968). The effect of plant spacing on the numbers of aphids trapped over the groundnut crop. *Annals of Applied Biology*, 61, 289-294.
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A. et Ouin, A. (2014). The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biological Control*, 77, 76-82.
- Allen, K.C. et Luttrell, R.G. (2009). Spatial and temporal distribution of heliothines and tarnished plant bugs across the landscape of an Arkansas farm. *Crop Protection*, 28(9), 722-727.
- Altieri, M.A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 19-31.
- Ankersmit, G.W. (1987). Integrated control of cereal aphids. Dans Mincks, A. K. et P. Harrewijn (dir.), *Aphids. Their biology, natural enemies and control* (Vol. 2A, p. 273-278). Amsterdam: Elsevier.
- Arrignon, F., Deconchat, M., Sarthou, J.P., Balent, G. et Monteil, C. (2007). Modelling the overwintering strategy of a beneficial insect in a heterogeneous landscape using a multi-agent system. *Ecological Modelling*, 205(3-4), 423-436.
- Attwood, S.J., Maron, M., House, A.P.N. et Zammit, C. (2008). Do arthropod assemblages display globally consistent responses to intensified agricultural land use and management? *Global Ecology and Biogeography*, 17, 585-599.
- Aubert, J., Aubert, J.J. et Goeldlin, P. (1976). Douze ans de captures systématiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes). *Bulletin de la Société entomologique Suisse*, 49, 115-142.
- Badenhausser, I. et Cordeau, S. (2012). Sown grass strip-A stable habitat for grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in dynamic agricultural landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 159, 105-111.
- Bargen, H., Saudhof, K. et Poehling, H.M. (1998). Prey finding by larvae and adult females of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 87(3), 245-254.
- Bayliss, P. et Choquenot, D. (2002). The numerical response: rate of increase and food limitation in herbivores and predators. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 357(1425), 1233-1248.
- Beauchesne, P., Côté, M.J., Allard, S., Ducruc, J.P. et Lachance, Y. (1998). *Atlas écologique du bassin versant de la rivière l'Assomption. La partie des Basses Terres du saint Laurent*.

Rapport d'expertise de la Direction de la conservation et du patrimoine écologique et environnement canada, Ministère de l'environnement et de la Faune du Québec.

- Bennett, A.B. et Gratton, C. (2012). Measuring Natural Pest Suppression at Different Spatial Scales Affects the Importance of Local Variables. *Environmental Entomology*, 41(5), 1077-1085.
- Bianchi, F.J.J.A., Booij, C.J.H. et Tschamntke, T. (2006). Sustainable pest regulation in agricultural landscapes: a review on landscape composition, biodiversity and natural pest control. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 273(1595), 1715-1727.
- Bianchi, F.J.J.A., Goedhart, P.W. et Baveco, J.M. (2008). Enhanced pest control in cabbage crops near forest in The Netherlands. *Landscape Ecology*, 23, 595-602.
- Bianchi, F.J.J.A., van Wingerden, W.K.R.E., Griffioen, A.J., van der Veen, M., van der Straten, M.J.J., Wegman, R.M.A. et Meeuwsen, H.A.M. (2005). Landscape factors affecting the control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in brussels sprout. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 107(2-3), 145-150.
- Bianchi, F.J.J.A. et Wackers, F.L. (2008). Effects of flower attractiveness and nectar availability in field margins on biological control by parasitoids. *Biological Control*, 46(3), 400-408.
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., De Blust, G., De Cock, R., Diekoetter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., Hamersky, R., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Koolstra, B., Lausch, A., Le Coeur, D., Maelfait, J.P., Opdam, P., Roubalova, M., Schermann, A., Schermann, N., Schmidt, T., Schweiger, O., Smulders, M.J.M., Speelmans, M., Simova, P., Verboom, J., van Wingerden, W.K.R.E., Zobel, M. et Edwards, P.J. (2008). Indicators for biodiversity in agricultural landscapes: a pan-European study. *Journal of Applied Ecology*, 45(1), 141-150.
- Blackman, R.L. et Eastop, V.F. (2000). *Aphids on the world's crops. An identification and information guide*. New York: John Wiley and Sons. 466 pages.
- Blackman, R.L. et Eastop, V.F. (2007). Taxonomic issues. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 1-30). Harpenden, UK: CABI.
- Bommarco, R. (1998). Reproduction and energy reserves of a predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. *Ecological Applications*, 8(3), 846-853.
- Bommarco, R. et Ekbom, B. (2000). Landscape management and resident generalist predators in annual crop system. Dans Ekbom, B., M. E. Irwin et Y. Robert (dir.), *Interchanges of Insects between Agricultural and Surrounding Landscapes* (p. 169-182). Netherlands: Kluwer Academic Publishers.

- Boorman, S.A. et Levitt, P.R. (1973). Group selection on the boundary of a stable population. *Theoretical Population Biology*, 4, 85-128.
- Bouchard, D.C. et Tourneur, J.C. (1981). Bio-écologie d'*Aphidoletes aphidimyza* (Rondani) (Diptera : Cecidomyiidae) prédateur du puceron du pommier, *Aphis pomi* DeGeer (Homoptera : Aphididae). *Annales de la Société Entomologiques du Québec*, 26, 119-130.
- Brown, M.W. (2004). Role of aphid predator guild in controlling spirea aphid populations on apple in West Virginia, USA. *Biological Control*, 29(2), 189-198.
- Burel, F. et Baudry, J. (1999). *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*. Paris: Tec et Doc. 362 pages.
- Burel, F. et Baudry, J. (2005). Habitat quality and connectivity in agricultural landscapes: The role of land use systems at various scales in time. *Ecological Indicators*, 5(4), 305-313.
- Burgio, G., Ferrari, R., Pozzati, M. et Boriani, L. (2004). The role of ecological compensation areas on predator populations: an analysis on biodiversity and phenology of Coccinellidae (Coleoptera) on non-crop plants within hedgerows in Northern Italy *Bulletin of Insectology*, 57(1), 1-10.
- Caballero-Lopez, B., Bommarco, R., Blanco-Moreno, J.M., Sans, F.X., Pujade-Villar, J., Rundlof, M. et Smith, H.G. (2012). Aphids and their natural enemies are differently affected by habitat features at local and landscape scales. *Biological Control*, 63(2), 222-229.
- Canard, M. et Volkovich, T.A. (2001). Outlines of lacewing development. Dans McEwen, F. K., T. R. New et A. E. Whittington (dir.), *Lacewings in the crop environment* (p. 130-153). New York: Cambridge university press.
- Cardille, J.A. et Turner, M.G. (2002). Understanding Landscape Metrics 1. Dans Gergel, S. E. et M. G. Turner (dir.), *Learning Landscape Ecology* (p. 85-100). New York: Springer
- Cardinale, B.J., Harvey, C.T., Gross, K. et Ives, A.R. (2003). Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi-enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters*, 6(9), 857-865.
- Chambers, R.J. (1988). *Syrphidae*. Dans Mincks, A. K. et P. Harrewijn (dir.), *Aphids. Their biology, natural enemies and control* (Vol. 2B, p. 259-270). Amsterdam: Elsevier.
- Chaplin-Kramer, R., O'Rourke, M.E., Blitzer, E.J. et Kremen, C. (2011). A meta-analysis of crop pest and natural enemy response to landscape complexity. *Ecology Letters*, 14(9), 922-932.

- Chardon, J.P., Adriaensen, F. et Matthysen, E. (2003). Incorporating landscape elements into a connectivity measure: a case study for the Speckled wood butterfly (*Pararge aegeria* L.). *Landscape Ecology*, 18(6), 561-573.
- Choi, M.Y., Roitberg, B.D., Shani, A., Raworth, D.A. et Lee, G.H. (2004). Olfactory response by the aphidophagous gall midge, *Aphidoletes aphidimyza* to honeydew from green peach aphid, *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 111(1), 37-45.
- Clough, Y., Kruess, A., Kleijn, D. et Tscharntke, T. (2005). Spider diversity in cereal fields: comparing factors at local, landscape and regional scales. *Journal of Biogeography*, 32, 2007-2014.
- Coderre, D. (1983). *Écologie des espèces aphidiennes et aphidiphages inféodées au maïs de la région sud du Québec*. Université de Sherbrooke, Sherbrooke.
- Coderre, D., Provencher, L. et Tourneur, J.C. (1987). Oviposition and niche partitioning in aphidophagous insects on maize. *Canadian entomologist* 119(2), 195-203.
- Coll, M. (2004). Precision agriculture approaches in support of ecological engineering for pest management. Dans Gurr, G. M., S. D. Wratten et M. A. Altieri (dir.), *Ecological Engineering for Pest Management* (p. 133-142). Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Costamagna, A.C., Landis, D.A. et Brewer, M.J. (2008). The role of natural enemy guilds in *Aphis glycines* suppression. *Biological Control*, 45(3), 368-379.
- Costamagna, A.C., Menalled, F.D. et Landis, D.A. (2004). Host density influences parasitism of the armyworm *Pseudaletia unipuncta* in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 5, 347-355.
- Cronin, J.T. et Reeve, J.D. (2005). Host-parasitoid spatial ecology: a plea for a landscape-level synthesis. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1578), 2225-2235.
- Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A. et Wolters, V. (2003). Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98(1/3), 321-329.
- de Blois, S., Domon, G. et Bouchard, A. (2002). Factors affecting plant species distribution in hedgerows of southern Quebec. *Biological Conservation*, 105(3), 355-367.
- Dean, G.J. et Luuring, B.B. (1970). Distribution of aphids in cereal crops. *Annual Applied Biology*, 66, 485-496.
- Delaunay, A., Lacroix, C., Morliere, S., Riault, G., Chain, F., Trottet, M. et Jacquot, E. (2010). A single-stranded conformational polymorphism (SSCP)-derived quantitative variable to monitor the virulence of a Barley yellow dwarf virus-PAV (BYDV-PAV)

- isolate during adaptation to the TC14 resistant wheat line. *Molecular Plant Pathology*, 11(5), 651-661.
- den Belder, E., Elderson, J., van den Brink, W.J. et Schelling, G. (2002). Effect of woodlots on thrips density in leek fields: a landscape analysis. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 91(1-3), 139-145.
- Diekotter, T., Walther-Hellwig, K., Conradi, M., Suter, M. et Frankl, R. (2006). Effects of landscape elements on the distribution of the rare bumblebee species *Bombus muscorum* in an agricultural landscape. *Biodiversity and Conservation*, 15(1), 57-68.
- Dixon, A.F.G. (1987a). Cereal aphids as an applied problem. *Agricultural Zoology Reviews*, 2, 1-57.
- Dixon, A.F.G. (1987b). The way of life of aphids: host specificity, speciation and distribution. Dans Mincks, A. K. et P. Harrewijn (dir.), *Aphids. Their biology, natural enemies and control* (Vol. 2A, p. 197-223). Amsterdam: Elsevier.
- Doering, T.F. (2014). How aphids find their host plants, and how they don't. *Annals of Applied Biology*, 165(1), 3-26.
- Domon, G. et Bouchard, A. (2007). The landscape history of Godmanchester (Quebec, Canada): two centuries of shifting relationships between anthropic and biophysical factors. *Landscape Ecology*, 22(8), 1201-1214.
- Domon, G., Ruiz, J., Côté, M.J., Ducruc, J.P., Estevez, B., Joly, M., Lescarbeau, M., Paquette, S., Lucas, E., Roullé, N. et Vouligny, E. (2005). *Élaboration d'un modèle intégré d'aménagement des paysages en zone d'agriculture intensive sur la base du cadre écologique*. (Rapport d'étape déposé au fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies - Action Concertée « Soutien stratégique à la promotion et à la consolidation de la recherche sur l'environnement rural »).
- Dormann, C.F., Schweiger, O., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., de Blust, G., DeFilippi, R., Frenzel, M., Hendrickx, F., Herzog, F., Klotz, S., Liira, J., Maelfait, J.P., Schmidt, T., Speelmans, M., van Wingerden, W.K.R.E. et Zobel, M. (2007). Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Global Ecology and Biogeography*, 16(6), 774-787.
- Drapela, T., Moser, D., Zaller, J.G. et Frank, T. (2008). Spider assemblages in winter oilseed rape affected by landscape and site factors. *Ecography*, 31(2), 254-262.
- Duelli, P. (2001). Lacewings in field crops. Dans McEwen, F. K., T. R. New et A. E. Whittington (dir.), *Lacewings in the crop environment* (p. 158-171). New York: Cambridge university press.

- Duelli, P., Studer, M. et Marchand, I. (1989). The influence of the surroundings on arthropod diversity in maize fields. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 24(1-2), 73-76.
- Duval, B., Ferland, P. et Boisclair, J. (2013). *Les pucerons dans le maïs sucré*. Bulletin d'information du Réseau d'avertissement phytosanitaire du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation du Québec. Récupéré de <http://www.agrireseau.qc.ca/Rap/documents/b06mai13.pdf>
- Elliott, N.C. et Kieckhefer, R.W. (2000). Response by coccinellids to spatial variation in cereal aphid density. *Population Ecology*, 42(1), 81-90.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W. et Beck, D.A. (2000). Adult coccinellid activity and predation on aphids in spring cereals. *Biological Control*, 17(3), 218-226.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W. et Beck, D.A. (2002). Effect of aphids and the surrounding landscape on the abundance of Coccinellidae in cornfields. *Biological Control*, 24(3), 214-220.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Lee, J.H. et French, B.W. (1998). Influence of within-field and landscape factors on aphid predator populations in wheat. *Landscape Ecology*, 14(3), 239-252.
- Elliott, N.C., Kieckhefer, R.W., Michels, G.J. et Giles, K.L. (2002). Predator abundance in alfalfa fields in relation to aphids, within-field vegetation, and landscape matrix. *Environmental Entomology*, 31(2), 253-260.
- ESRI (2003). ArcGis. Environmental Systems Research Institute. Redlands, California.
- Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M. et Martin, J.L. (2010). Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscape. *Ecology Letters*, 14(2), 101-112.
- FAOSTAT. (2007). *Food and agriculture organization of the United Nations, Statistics Division*. Récupéré le 2 décembre 2011 de <http://faostat.fao.org/site/567/default.aspx#ancor>
- Ferron, P. (2000). Bases écologiques de la protection des cultures. *Courrier de l'INRA*, 41, 33-41.
- Fievet, V., Dedryver, C.A., Plantegenest, M., Simon, J.C. et Outreman, Y. (2007). Aphid colony turn-over influences the spatial distribution of the grain aphid *Sitobion avenae* over the wheat growing season. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(2), 125-134.
- Finlayson, C.J., Landry, K.N. et Alyokhin, A.V. (2008). Abundance of native and non-native lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) in different habitats in Maine. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(6), 1078-1087.

- Flick, T., Feagan, S. et Fahrig, L. (2012). Effects of landscape structure on butterfly species richness and abundance in agricultural landscapes in eastern Ontario, Canada. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 156, 123-133.
- Forman, R.T.T. et Godron, M. (1986). *Landscape ecology*. New York: Wiley & Sons. 619 pages.
- Francis, F., Lognay, G. et Haubruge, E. (2004). Olfactory responses to aphid and host plant volatile releases: (E)-beta-farnesene an effective kairomone for the predator *Adalia bipunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 30(4), 741-755.
- Francis, F.D., Martin, T., Lognay, G. et Haubruge, E. (2005). Role of (E)-beta-farnesene in systematic aphid prey location by *Episyrphus balteatus* larvae (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102(3), 431-436.
- Frechette, B., Cormier, D., Chouinard, G., Vanoosthuyse, F. et Lucas, E. (2008). Apple aphid, *Aphis spp.* (Hemiptera : Aphididae), and predator populations in an apple orchard at the non-bearing stage: The impact of ground cover and cultivar. *European Journal of Entomology*, 105(3), 521-529.
- Furlong, M.J. et Zalucki, M.P. (2010). Exploiting predators for pest management: the need for sound ecological assessment. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 135(3), 225-236.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., DiFonzo, C.D., O'Neal, M., Chacon, J.M., Wayo, M.T., Schmidt, N.P., Mueller, E.E. et Heimpel, G.E. (2009a). Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, 19(1), 143-154.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J. et Heimpel, G.E. (2010). Landscape composition influences the activity density of Carabidae and Arachnida in soybean fields. *Biological Control*, 55(1), 11-19.
- Gardiner, M.M., Landis, D.A., Gratton, C., Schmidt, N., O'Neal, M., Mueller, E., Chacon, J., Heimpel, G.E. et DiFonzo, C.D. (2009b). Landscape composition influences patterns of native and exotic lady beetle abundance. *Diversity and Distributions*, 15(4), 554-564.
- Gardner, S.M. et Dixon, A.F.G. (1985). Plant structure and the foraging success of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera, Aphidiidae). *Ecological Entomology*, 10(2), 171-179.
- Garland, J.A. (1985). Identification of *Chrysopidae* in Canada, with bionomic notes (Neuroptera). *Canadian Entomologist*, 117, 737-762.
- Gattolliat, J.L. (2002). *Étude systématique, cladistique et biogéographique des Baetidae (Ephemeroptera) de Madagascar*. Université de Lausanne, Lausanne.

- González-Estébanez, F.J., García-Tejero, S., Mateo-Tomás, P. et Olea, P.P. (2011). Effects of irrigation and landscape heterogeneity on butterfly diversity in Mediterranean farmlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 144(1), 262-270.
- Goulson, D., Lepais, O., O'Connor, S., Osborne, J., Sanderson, R.A., Cussans, J., Goffe, L. et Darvill, B. (2010). Effects of land use at a landscape scale on bumblebee nest density and survival *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1207-1215.
- Greze, A.A., Zaviezo, T. et Gardiner, M.M. (2014). Local predator composition and landscape affects biological control of aphids in alfalfa fields. *Biological Control*, 76, 1-9.
- Greze, A., Zaviezo, T., Tischendorf, L. et Fahrig, L. (2004). A transient, positive effect of habitat fragmentation on insect population densities. *Oecologia*, 141(3), 444-451.
- Guerrero, I., Martinez, P., Morales, M.B. et Onate, J.J. (2010). Influence of agricultural factors on weed, carabid and bird richness in a Mediterranean cereal cropping system. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 138(1-2), 103-108.
- Gurr, G.M., Wratten, S.D., Berndt, L. et Irvin, N. (2004). Ecological engineering, habitat manipulation and pest management. Dans Gurr, G. M., S. D. Wratten et M. A. Altieri (dir.), *Ecological engineering for pest management* (p. 1-12). Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Haenke, S., Scheid, B., Schaefer, M., Tschardt, T. et Thies, C. (2009). Increasing syrphid fly diversity and density in sown flower strips within simple vs. complex landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1106-1114.
- Haines-Young, R. et Chopping, M. (1996). Quantifying landscape structure : a review of landscape indices and their application to forested landscapes. *Progress in Physical Geography*, 20(4), 418-445.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396, 41-49.
- Hanski, I. et Gaggiotti, O.E. (2004). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Amsterdam: Elsevier Academic Press. 696 pages.
- Hart, A.J. et Bale, J.S. (1998). Factors affecting the freeze tolerance of the hoverfly *Syrphus ribesii* (Diptera : Syrphidae). *Journal of Insect Physiology*, 44(1), 21-29.
- Hatano, E., Kunert, G., Michaud, J.P. et Weisser, W.W. (2008). Chemical cues mediating aphid location by natural enemies. *European Journal of Entomology*, 105(5), 797-806.
- Havelka, J., Landa, V. et Landa, V. (2007). Embryogenesis of *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae): Morphological markers for staging of living embryos. *European Journal of Entomology*, 104(1), 81-87.

- Hendawy, A.S., Magouz, R.I.E. et Nassef, A.M.A. (2009). Survey of spiders (Araneae) and study the effect of crop variety and pesticides on their populations in Egyptian soybean fields. *Egyptian Journal of Biological Pest Control*, 19(1), 31-35.
- Hendrickx, F., Maelfait, J.P., Van Wingerden, W., Schweiger, O., Speelmans, M., Aviron, S., Augenstein, I., Billeter, R., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekotter, T., Dirksen, J., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M., Vandomme, V. et Bugter, R. (2007). How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 44, 340-351.
- Hodek, I. et Honek, A. (1996). *Ecology of Coccinellidae*. Netherland: Kluwer Academic Publishers. 464 pages.
- Holland, J. et Fahrig, L. (2000). Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: a landscape-scale analysis. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 78(2), 115-122.
- Holling, C.S. (1959). The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly. *Canadian Entomologist*, 91, 293-320.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. et Tschamtker, T. (2010). How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79(2), 491-500.
- Honek, A. (1982). Factors which determine the composition of field communities of adult aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera). *Zeitschrift Fur Angewandte Entomologie-Journal of Applied Entomology*, 94(2), 157-168.
- Iablokoff-Khnzorian, S.M. (1982). *Les coccinelles; Coleoptères-Coccinellidae, tribu Coccinellides régions paléarctique et orientale*. (Vol.). Paris: Société nouvelles des éditions Boubée. 568 pages.
- Iperti, G. (1999). Biodiversity of predaceous Coccinellidae in relation to bioindication and economic importance. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 323-342.
- Iperti, G. et Buscarlet, L.A. (1972). Contribution à l'étude d'une migration d'*Adonia 11-notata* Sehn. (Coleoptera, Coccinellidae) par marquage avec l'iridium 194 stable. *Annales de Zoologie Ecologie Animale*, 4, 249-254.
- Irwin, M.E., Kampmeier, G.E. et Weisser, W.W. (2007). Aphid movement: process and consequences. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 153-186). Harpenden, UK: CABI.
- Jauker, F., Diekotter, T., Schwarzbach, F. et Wolters, V. (2009). Pollinator dispersal in an agricultural matrix: opposing responses of wild bees and hoverflies to landscape structure and distance from main habitat. *Landscape Ecology*, 24(4), 547-555.

- Jean, C., Coderre, D. et Tourneur, J.C. (1990). Effects of temperature and substrate on survival and lipid consumption of hibernating *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 19, 1657-1662.
- Jobin, B., Latendresse, C., Grenier, M., Maisonneuve, C. et Sebbane, A. (2010). Recent landscape change at the ecoregion scale in Southern Québec (Canada), 1993-2001. *Environmental Monitoring and Assessment*, 164(1-4), 631-647.
- Jonsen, I.D. et Fahrig, L. (1997). Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology*, 12, 185-197.
- Jonsson, M., Buckley, H.L., Case, B.S., Wratten, S.D., Hale, R.J. et Didham, R.K. (2012). Agricultural intensification drives landscape-context effects on host-parasitoid interactions in agroecosystems. *Journal of Applied Ecology*, On line
- Karley, A.J., Parker, W.E., Pitchford, J.W. et Douglas, A.E. (2004). The mid-season crash in aphid populations: why and how does it occur? *Ecological Entomology*, 29(4), 383-388.
- Keil, P., Dziock, F. et Storch, D. (2008). Geographical patterns of hoverfly (Diptera, Syrphidae) functional groups in Europe: inconsistency in environmental correlates and latitudinal trends. *Ecological Entomology*, 33(6), 748-757.
- Kennedy, J.S. et Fosbrooke, I.H.M. (1972). The plant in the life of an aphid. Dans van Emden, H. F. (dir.), *Insect/Plant relationships* (Vol. 6, p. 129-140). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Kindlmann, P., Aviron, S. et Burel, F. (2005). When is landscape matrix important for determining animal fluxes between resource patches? *Ecological Complexity*, 2(2), 150-158.
- Kivinen, S., Luoto, M., Kuussaari, M. et Saarinen, K. (2007). Effects of land cover and climate on species richness of butterflies in boreal agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 122, 453-460.
- Kleijn, D. et van Langevelde, F. (2006). Interacting effects of landscape context and habitat quality on flower visiting insects in agricultural landscapes. *Basic and Applied Ecology*, 7(3), 201-214.
- Klueken, A.M., Simon, J.C., Hondelmann, P., Mieuzet, L., Gilabert, A., Poehling, H.M. et Hau, B. (2012). Are primary woody hosts 'island refuges' for host-alternating aphids and important for colonization of local cereals? *Journal of Applied Entomology*, 135(5), 347-360.
- Kovanci, O.B., Kovanci, B. et Gencer, N.S. (2007). Species composition, seasonal dynamics and numerical responses of arthropod predators in organic strawberry fields. *Biocontrol Science and Technology*, 17(5-6), 457-472.

- Krafsur, E.S., Kring, T.J., Miller, J.C., Nariboli, P., Obrycki, J.J., Ruberson, J.R. et Schaefer, P.W. (1997). Gene flow in the exotic colonizing ladybeetle *Harmonia axyridis* in North America. *Biological Control*, 8, 207-214.
- Kruess, A. (2003). Effects of landscape structure and habitat type on a plant-herbivore-parasitoid community. *Ecography*, 26(3), 283-290.
- Kruess, A., Eber, S., Kluth, S. et Tscharnkte, T. (2004). Plant-Insect-Pathogen Interactions on Local and Regional Scales. *Ecological Studies*, 173, 155-173.
- Labrie, G., Lucas, E., Estevez, B. (2009). *Effects of strip cropping of wheat, corn and soybean on natural control of soybean aphid and other insect pest species, 28th annual organic agricultural conference. 28th annual organic agricultural conference*, Actes du colloque, 2009, Guelph.
- Labrie, G., Coderre, D. et Lucas, E. (2008). Overwintering strategy of multicolored Asian lady beetle (Coleoptera : Coccinellidae): Cold-free space as a factor of invasive success. *Annals of the Entomological Society of America*, 101(5), 860-866.
- Lamb, R.J., MacKay, P.A. et Migui, S.M. (2009). Measuring the performance of aphids: fecundity versus biomass. *Canadian Entomologist*, 141(4), 401-405.
- Lampo, M. et Medialdea, V. (1994). Dispersal pattern of the sorghum midge (Diptera, Cecidomyiidae) in sorghum plots. *Environmental Entomology*, 23(3), 551-555.
- Landis, D.A., Wratten, S.D. et Gurr, G.M. (2000). Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual Review of Entomology*, 45, 175-201.
- Lavandero, B., Wratten, S., Hagler, J. et Jervis, M. (2004). The need for effective marking and tracking techniques for monitoring the movements of insect predators and parasitoids. *International Journal of Pest Management*, 50(3), 147-151.
- Le Feon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F. et Burel, F. (2010). Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: A large scale study in four European countries. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 137(1-2), 143-150.
- Legendre, P. et Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology (2nd English edition)*. Amsterdam: Elsevier. 853 pages.
- Legrand, M.A., Colinet, H., Vernon, P. et Hance, T. (2004). Autumn, winter and spring dynamics of aphid *Sitobion avenae* and parasitoid *Aphidius rhopalosiphi* interactions. *Annals of Applied Biology*, 145, 139-144.
- Levie, A., Vernon, P. et Hance, T. (2005). Consequences of acclimation on survival and reproductive capacities of cold-stored mummies of *Aphidius rhopalosiphi* (Hymenoptera: Aphidiinae). *Journal of Economic Entomology*, 98(3), 704-708.

- Levins, R. (1970). Extinction. Dans Desternhaber, M. (dir.), *Some Mathematical Problems in Biology* (p. 77-107). Providence: American Mathematical Society.
- Limburg, D.D. et Rosenheim, J.A. (2001). Extrafloral nectar consumption and its influence on survival and development of an omnivorous predator, larval *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera : Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 30(3), 595-604.
- Loxdale, H.D., Hardie, J., Halbert, S., Footitt, R., Kidd, N.A.C. et Carter, C.I. (1993). The relative importance of short-range and long-range movement of flying aphids. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 68(2), 291-311.
- Loxdale, H.D. et Lushai, G. (2007). Population genetic issues. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 31-67). Harpenden, UK: CABI.
- Lu Z.X., Zhu P.Y., Gurr G.M., Zheng X.S., Read D.M.Y., Heong K.L., Yang Y.J. & Xu H.X. (2014). Mechanisms for flowering plants to benefit arthropod natural enemies of insect pests: Prospects for enhanced use in agriculture. *Insect Science* 21(1), p. 1-12.
- Lucas, E. (2005). Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102(3), 351-363.
- Lucas, E. et Brodeur, J. (1999). Oviposition site selection by the predatory midge *Aphidoletes aphidimyza* (Diptera : Cecidomyiidae). *Environmental Entomology*, 28(4), 622-627.
- Lucas, L., Vincent, C., Labrie, G., Chouinard, G., Fournier, F., Pelletier, F., Bostanian, N.J., Coderre, D., Mignault, M.P. et Lafontaine, P. (2007). The multicolored Asian ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) in Quebec agroecosystems ten years after its arrival. *European Journal of Entomology*, 104, 737-743.
- Lundgren, J.G., Razzak, A.A. et Wiedenmann, R.N. (2004). Population responses and food consumption by predators *Coleomegilla maculata* and *Harmonia axyridis* (Coleoptera : Coccinellidae) during anthesis in an Illinois cornfield. *Environmental Entomology*, 33(4), 958-963.
- Lundgren, J.G. et Wiedenmann, R.N. (2004). Nutritional suitability of corn pollen for the predator *Coleomegilla maculata* (Coleoptera : Coccinellidae). *Journal of Insect Physiology*, 50(6), 567-575.
- Ma, K.Z., Hao, S.G., Zhao, H.Y. et Kang, L. (2007). Strip cropping wheat and alfalfa to improve the biological control of the wheat aphid *Macrosiphum avenae* by the mite *Allothrombium ovatum*. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 119, 49-52.
- MacArthur, R.H. et Wilson, E.O. (1963). An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17, 373-387.
- MacArthur, R.H. et Wilson, E.O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 203 pages.

- Magura, T., Tothmeresz, B. et Molnar, T. (2001). Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation*, 10(2), 287-300.
- Maisonhaute, J.E. et Lucas, E. (2011). Influence of landscape structure on the functional groups of an aphidophagous guild: active-searching predators, furtive predators and parasitoids. *European Journal of Environmental Sciences*, 1(1), 41-50.
- Maisonhaute, J.E., Peres-Neto, P. et Lucas, E. (2010). Influence of agronomic practices, local environment and landscape structure on predatory beetle assemblage. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139(4), 500-507.
- Maredia, K.M., Gage, S.H., Landis, D.A. et Wirth, T.M. (1992). Ecological observations on predatory Coccinellidae (Coleoptera) in southwestern Michigan. *Great Lakes Entomologist*, 25(4), 265-270.
- Marino, P.C. et Landis, D.A. (1996). Effect of landscape structure on parasitoid diversity and parasitism in agroecosystems. *Ecological Applications*, 6(1), 276-284.
- Markkula, M. et Tiittanen, K. (1985). Biology of the midge *Aphidoletes* and its potential for biological control. Dans Hussey, N. W. et N. Scopes (dir.), *Biological Pest Control: the Glasshouse Experience* (p. 78-81). Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Mattila, A.L.K., Duploux, A., Kirjokangas, M., Lehtonen, R., Rastas, P. et Hanski, I. (2012). High genetic load in an old isolated butterfly population. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(37), E2496-E2505.
- McGarigal, K. (2002). Landscape pattern metrics. Dans El-Shaarawi, A. H. et W. W. Piegorsch (dir.), *Encyclopedia of Environmetrics* (Vol. 2, p. 1135-1142). Chichester: John Wiley & Sons.
- McGarigal, K. , SA. Cushman, MC. Neel et E. Ene (2002). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. Computer software program produced by the authors at the University of Massachusetts. Amherst, Massachusetts.
- Mcgregor, S.E. (1976). *Insect pollination of cultivated crop plants*. Washington: U.S. Department of Agriculture. U.S. Government Printing Office. 411 pages.
- Meissle, M., Mouron, P., Musa, T., Bigler, F., Pons, X., Vasileiadis, V.P., Otto, S., Antichi, D., Kiss, J., Palinkas, Z., Dorner, Z., van der Weide, R., Groten, J., Czembor, E., Adamczyk, J., Thibord, J.B., Melander, B., Nielsen, G.C., Poulsen, R.T., Zimmermann, O., Verschwele, A. et Oldenburg, E. (2010). Pests, pesticide use and alternative options in European maize production: current status and future prospects. *Journal of Applied Entomology*, 134(5), 357-375.
- Menalled, F.D., Costamagna, A.C., Marino, P.C. et Landis, D.A. (2003). Temporal variation in the response of parasitoids to agricultural landscape structure. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 96(1/3), 29-35.

- Menalled, F.D., Marino, P.C., Gage, S.H. et Landis, D.A. (1999). Does agricultural landscape structure affect parasitism and parasitoid diversity? *Ecological Applications*, 9(2), 634-641.
- Merckx, T., Marini, L., Feber, R.E. et Macdonald, D.W. (2012). Hedgerow trees and extended-width field margins enhance macro-moth diversity: implications for management. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1396-1404.
- Meyer, B., Jauker, F. et Steffan-Dewenter, I. (2009). Contrasting resource-dependent responses of hoverfly richness and density to landscape structure. *Basic and Applied Ecology*, 10(2), 178-186.
- Michels, G.J. et Flanders, R.V. (1992). Larval development, aphid consumption and oviposition for five imported coccinellids at constant temperature on Russian wheat aphids and greenbugs. *Southwestern Entomologist*, 17(3), 233-243.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Current state and trends assessment*. Dans Press, I. (dir.). Washington
- Ministère de l'Agriculture de l'Alimentation et des Affaires rurales de l'Ontario (2009). *Puceron du maïs*. Récupéré de <http://www.omafra.gov.on.ca/IPM/french/sweet-corn/insects/aphids.html#advanced>
- Moser, S.E., Kajita, Y., Harwood, J.D. et Obrycki, J.J. (2011). Evidence for utilization of Diptera in the diet of field-collected coccinellid larvae from an antibody-based detection system. *Biological Control*, 58(3), 248-254.
- Muller, C.B., Williams, I.S. et Hardie, J. (2001). The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*, 26(3), 330-340.
- Musser, F.R. et Shelton, A.M. (2003). Predation of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera : Crambidae) eggs in sweet corn by generalist predators and the impact of alternative foods. *Environmental Entomology*, 32(5), 1131-1138.
- Mutshinda, C.M., O'Hara, R.B. et Woiwod, I.P. (2011). A multispecies perspective on ecological impacts of climatic forcing. *Journal of Animal Ecology*, 80(1), 101-107.
- Narayandas, G.K. et Alyokhin, A.V. (2006). Interplant movement of potato aphid (Homoptera : Aphididae) in response to environmental stimuli. *Environmental Entomology*, 35(3), 733-739.
- Nault, B.A. et Kennedy, G.G. (2000). Seasonal changes in habitat preference by *Coleomegilla maculata*: Implications for Colorado potato beetle management in potato. *Biological Control*, 17(2), 164-173.

- Naveh, Z. (2000). What is holistic landscape ecology? A conceptual introduction. *Landscape and Urban Planning*, 50(1-3), 7-26.
- Neel, M.C., McGarigal, K. et Cushman, S.A. (2004). Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landscape Ecology*, 19(4), 435-455.
- New, T.R. (1988). *Neuroptera*. Dans Minks, A. K. et P. Harrewijn (dir.), *Aphids : their biology, natural enemies and control* (Vol. 2B, p. 249-258). Amsterdam: Elsevier.
- Nijveldt, W. (1988). *Cecidomyiidae*. Dans Minks, A. K. et P. Harrewijn (dir.), *Aphids: their biology, natural enemies and control* (Vol. 2B, p. 271-277). Amsterdam: Elsevier.
- Noma, T., Gratton, C., Colunca-Garcia, M., Brewer, M.J., Mueller, E.E., Wyckhuys, K.A.G., Heimpel, G.E. et O'Neal, M.E. (2010). Relationship of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to soybean plant nutrients, landscape structure, and natural enemies. *Environmental Entomology*, 39(1), 31-41.
- Norris, R.F. et Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Science*, 48(1), 94-158.
- North, A. et Ovaskainen, O. (2007). Interactions between dispersal, competition, and landscape heterogeneity. *Oikos*, 116(7), 1106-1119.
- Oberg, S. (2009). Influence of landscape structure and farming practice on body condition and fecundity of wolf spiders. *Basic and Applied Ecology*, 10(7), 614-621.
- Olson, D. et Andow, D. (2008). Patch edges and insect populations. *Oecologia*, 155(3), 549-558.
- Organisation panaméricaine pour la santé (1993). Pesticides and Health in the Americas. (Environment Series 12). Washington: World Health Organization. 109 pages.
- O'Rourke, M.E., Rienzo-Stack, K. et Power, A.G. (2011). A multi-scale, landscape approach to predicting insect populations in agroecosystems. *Ecological Applications*, 21(5), 1782-1791.
- Ostman, O., Ekbom, B. et Bengtsson, J. (2001). Landscape heterogeneity and farming practice influence biological control. *Basic and Applied Ecology*, 2(4), 365-371.
- Ostman, O., Ekbom, B., Bengtsson, J. et Weibull, A.C. (2001). Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological Applications*, 11(2), 480-488.
- Parsa, S., Ccanto, R. et Rosenheim, J.A. (2011). Resource concentration dilutes a key pest in indigenous potato agriculture. *Ecological Applications*, 21(2), 539-546.

- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S. et Borcard, D. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*, 87, 2614–2262.
- Perovic, D.J., Gurr, G.M., Raman, A. et Nicol, H.I. (2010). Effect of landscape composition and arrangement on biological control agents in a simplified agricultural system: A cost-distance approach. *Biological Control*, 52(3), 263-270.
- Perry, K.L., Kolb, F.L., Sammons, B., Lawson, C., Cisar, G. et Ohm, H. (2000). Yield effects of Barley yellow dwarf virus in soft red winter wheat. *Phytopathology*, 90(9), 1043-1048.
- Pettersson, J., Tjallingii, W.F. et Hardie, J. (2007). Host-plant selection and feeding. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 87-113). Harpenden, UK: CABI.
- Piha, M., Tiainen, J., Holopainen, J. et Vepsäläinen, V. (2007). Effects of land-use and landscape characteristics on avian diversity and abundance in a boreal agricultural landscape with organic and conventional farms. *Biological Conservation*, 140(1-2), 50-61.
- Pike, K.S., Stary, P., Miller, T., Graf, G., Allison, D., Boydston, L. et Miller, R. (2000). Aphid parasitoids (Hymenoptera : Braconidae : Aphidiinae) of Northwest USA. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 102(3), 688-740.
- Prasifka, J.R., Heinz, K.M. et Minzenmayer, R.R. (2004). Relationships of landscape, prey and agronomic variables to the abundance of generalist predators in cotton (*Gossypium hirsutum*) fields. *Landscape Ecology*, 19, 709-717.
- Profil sectoriel de l'industrie horticole au Québec. (2012). Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries Institut de la statistique du Québec et de l'Alimentation du Québec et Institut de la statistique du Québec. Récupéré de <http://www.stat.gouv.qc.ca/statistiques/agriculture/profil-horticole2012.pdf>
- Pulliam, H.R. (1988). Sources, sinks and population regulation. *American naturalist*, 132, 652-661.
- Purtauf, T., Dauber, J. et Wolters, V. (2005). The response of carabids to landscape simplification differs between trophic groups. *Oecologia*, 142, 458–464.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ragsdale, D.W., McCornack, B.P., Venette, R.C., Potter, B.D., Macrae, I.V., Hodgson, E.W., O'Neal, M.E., Johnson, K.D., O'Neil, R.J., Difonzo, C.D., Hunt, T.E., Glogoza, P.A. et Cullen, E.M. (2007). Economic threshold for soybean aphid (Hemiptera : Aphididae). *Journal of Economic Entomology*, 100(4), 1258-1267.

- Rand, T.A. et Louda, S.A. (2006). Spillover of agriculturally subsidized predators as a potential threat to native insect herbivores in fragmented landscapes. *Conservation Biology*, 20(6), 1720-1729.
- Rand, T.A. et Tschamntke, T. (2007). Contrasting effects of natural habitat loss on generalist and specialist aphid natural enemies. *Oikos*, 116(8), 1353-1362.
- Rand, T.A., van Veen, F.J.F. et Tschamntke, T. (2011). Landscape complexity differentially benefits generalized fourth, over specialized third, trophic level natural enemies. *Ecography*, 34, 1-8.
- Rauch, G. et Weisser, W.W. (2007). Local and spatial dynamics of a host-parasitoid system in a field experiment. *Basic and Applied Ecology*, 8(1), 89-95.
- Read, D.P., Feeny, P.P. et Root, R.B. (1970). Habitat selection by the aphid parasite *Diaretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Canadian Entomologist*, 102, 1567-1578.
- Richard, C. et Boivin, G. (1994). *Maladies et ravageurs des cultures légumières au Canada*. Ottawa: Société canadienne de phytopathologie et la Société d'entomologie du Canada. 590 pages.
- Ricketts, T.H. (2001). The matrix matters: Effective isolation in fragmented landscapes. *American Naturalist*, 158(1), 87-99.
- Ricklefs, R.E. et Miller, G.L. (2005). *Ecologie*. Bruxelles: De Boeck. 821 pages.
- Robinson, K.A., Jonsson, M., Wratten, S.D., Wade, M.R. et Buckley, H.L. (2008). Implications of floral resources for predation by an omnivorous lacewing. *Basic and Applied Ecology*, 9(2), 172-181.
- Root, R.B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats : the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43(1), 95-124.
- Roschewitz, I., Hucker, M., Tschamntke, T. et Thies, C. (2005). The influence of landscape context and farming practices on parasitism of cereal aphids. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 108(3), 218-227.
- Roullé, N., Domon, G., Lucas, E. (accepté). Évolution temporelle des effets de la structure du paysage sur le contrôle biologique des pucerons du maïs. *Entomologie faunistique*.
- Roy, M. (2003). *Mise au point sur un ravageur du soya récemment introduit au Québec*. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation.

- Ruiz, J. et Domon, G. (2005). Paysages de l'agriculture en mutation. Dans Poullaouec-Gonidec, P., G. Domon et S. Paquette (dir.), *Paysages en perspective* (p. 47-97). Montréal: Presse de l'Université de Montréal.
- Ruiz, J., Domon, G., Lucas, E. et Côté, M.-J. (2008). Vers des paysages multifonctionnels en zone d'intensification agricole : une recherche interdisciplinaire au Québec (Canada). *Revue Forestière Française*, 60, 589-602.
- Rundlof, M. et Smith, H.G. (2006). The effect of organic farming on butterfly diversity depends on landscape context. *Journal of Applied Ecology*, 43(6), 1121-1127.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Roger-Estrade, J. et Sarthou, J.P. (2012). Using landscape indicators to predict high pest infestations and successful natural pest control at the regional scale. *Landscape and Urban Planning*. Published online
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P. et Roger-Estrade, J. (2011). Multi-scale effects of landscape complexity and crop management on pollen beetle parasitism rate. *Landscape Ecology*, 26(4), 473-486.
- Rusch A., Bommarco R., Jonsson M., Smith H.G. & Ekbom B. (2013a). Flow and stability of natural pest control services depend on complexity and crop rotation at the landscape scale. *Journal of Applied Ecology* 50(2), p. 345-354.
- Rusch, A., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.P. et Roger-Estrade, J. (2013b). Effect of crop management and landscape context on insect pest populations and crop damage. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 166, 118-125.
- Ruzicka, Z. et Vostrel, J. (1985). Hibernation of *Coccinella quinquepunctata* and *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera, Coccinellidae) in pinecones. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, 49, 281-284.
- Sarthou, J.P., Ouin, A., Arrignon, F., Barreau, G. et Bouyjou, B. (2005). Landscape parameters explain the distribution and abundance of *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *European Journal of Entomology*, 102(3), 539-545.
- Sarthou, J.-P., Badoz, A., Vaissière, B., Chevallier, A. et Rusch, A. (2014). Local more than landscape parameters structure natural enemy communities during their overwintering in semi-natural habitats. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 194, 17-28.
- Scheid, B.E., Thies, C. et Tschamntke, T. (2011). Enhancing rape pollen beetle parasitism within sown flower fields along a landscape complexity gradient. *Agricultural and Forest Entomology*, 13, 173-179.
- Schellhorn, N.A. et Andow, D.A. (2005). Response of coccinellids to their aphid prey at different spatial scales. *Population Ecology*, 47(1), 71-76.

- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M. et Tscharnkte, T. (2003). Relative importance of predators and parasitoids for cereal aphid control. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 270(1527), 1905-1909.
- Schmidt, M.H., Roschewitz, I., Thies, C. et Tscharnkte, T. (2005). Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology*, 42(2), 281-287.
- Schmidt, M.H. et Tscharnkte, T. (2005a). Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. *Journal of Biogeography*, 32, 467-473.
- Schmidt, M.H. et Tscharnkte, T. (2005b). The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 105, 235-242.
- Schmidt-Entling, M.H. et Dobeli, J. (2009). Sown wildflower areas to enhance spiders in arable fields. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 133(1-2), 19-22.
- Schweiger, O., Maelfait, J.P., van Wingerden, W., Hendrickx, F., Billeter, R., Speelmans, M., Augenstein, I., Aukema, B., Aviron, S., Bailey, D., Bukacek, R., Burel, F., Diekötter, T., Dirksen, J., Frenzel, M., Herzog, F., Liira, J., Roubalova, M. et Bugter, R. (2005). Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organisational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*, 42(), 1129-1139.
- Schweiger, O., Musche, M., Bailey, D., Billeter, R., Diekötter, T., Hendrickx, F., Herzog, H., Liira, J., Maelfait, J.P., Speelmans, M. et Dziok, F. (2007). Functional richness of local hoverfly communities (Diptera, Syrphidae) in response to land use across temperate Europe. *Oikos*, 116, 461-472.
- Silva, R.A., Carvalho, G.A., Carvalho, C.F., Reis, P.R., Pereira, A. et Cosme, L.V. (2005). Toxicity of pesticides used in coffee crops to larvae of *Chrysoperla externa* (Hagen) (Neuroptera : Chrysopidae) and their effects on subsequent stages of the predator. *Neotropical Entomology*, 34(6), 951-959.
- Simon, J.C., Blackman, R.L. et Legallic, J.F. (1991). Local variability in the life-cycle of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (Homoptera, Aphididae) in western France. *Bulletin of Entomological Research*, 81(3), 315-322.
- Simon, J.C. et Hebert, P.D.N. (1995). Patterns of genetic-variation among canadian populations of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L (Homoptera, Aphididae). *Heredity*, 74, 346-353.
- Snyder, W.E., Snyder, G.B., Finke, D.L. et Straub, C.S. (2006). Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecology Letters*, 9(7), 789-796.
- Steffan-Dewenter, I. (2002). Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology*, 27(5), 631-637.

- Stelzl, M. et Devetak, D. (1999). Neuroptera in agricultural ecosystems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 305-321.
- Stern, V.M., Adkinson, P.L. et Beingolea, O.B. (1976). Cultural control. Dans Huffaher, C. B. et P. S. Messenger (dir.), *Theory and practice of biological control* (p. 593-613). New York: Academic Press.
- Straub, C.S. et Snyder, W.E. (2008). Increasing enemy biodiversity strengthens herbivore suppression on two plant species. *Ecology*, 89(6), 1605-1615.
- Sutherland, J.P., Sullivan, M.S. et Poppy, G.M. (2001). Oviposition behaviour and host colony size discrimination in *Episyrphus balteatus* (Diptera : Syrphidae). *Bulletin of Entomological Research*, 91(5), 411-417.
- Symondson, W.O.C., Sunderland, K.D. et Greenstone, M.H. (2002). Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology*, 47, 561-594.
- Takada, M.B., Yoshioka, A., Takagi, S., Iwabuchi, S. et Washitani, I. (2012). Multiple spatial scale factors affecting mirid bug abundance and damage level in organic rice paddies. *Biological Control*, 60(2), 169-174.
- Thies, C., Roschewitz, I. et Tscharnke, T. (2005). The landscape context of cereal aphid-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1559), 203-210.
- Thies, C., Steffan-Dewenter, I. et Tscharnke, T. (2003). Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101(1), 18-25.
- Thies, C. et Tscharnke, T. (1999). Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, 285(5429), 893-895.
- Thorbek, P. et Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 41(3), 526-538.
- Traugott, M., Bell, J.R., Broad, G.R., Powell, W., Van Veen, J.F., Vollhardt, I.M.G. et Symondson, W.O.C. (2008). Endoparasitism in cereal aphids: molecular analysis of a whole parasitoid community. *Molecular Ecology*, 17(17), 3928-3938.
- Tscharnke, T. et Brandl, R. (2004). Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology*, 49, 405-430.
- van Emden, H.F. et Harrington, R. (2007). *Aphids as crop pests* / edited by Wallingford, UK ; Cambridge, MA: CAB International. 717 pages.
- Veres, A., Petit, S., Conord, C. et Lavigne, C. (2013). Does landscape composition affect pest abundance and their control by natural enemies? A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 166, 110-117.

- Vialatte, A., Plantegenest, M., Simon, J.C. et Dedryver, C.A. (2007). Farm-scale assessment of movement patterns and colonization dynamics of the grain aphid in arable crops and hedgerows. *Agricultural and Forest Entomology*, 9(4), 337-346.
- Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J.K. et Brodeur, J. (2007). Predators, parasitoids and pathogens. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 187-234). Harpenden, UK: CABI.
- Vollhardt, I.M.G., Tschamtker, T., Wackers, F.L., Bianchi, F. et Thies, C. (2008). Diversity of cereal aphid parasitoids in simple and complex landscapes. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 126(3-4), 289-292.
- Wadley, F.M. (1923). Factors affecting the proportion of alate and apterous forms of aphids. *Annals of the Entomological Society of America*, 16(4), 279-303.
- Walton, M.P., Loxdale, H.D. et Allen-Williams, L.J. (2011). Flying with a 'death sentence' on board: electrophoretic detection of braconid parasitoid larvae in migrating winged grain aphids, *Sitobion avenae* (F.). *Bulletin of Entomological Research*, 101(4), 443-449.
- Wamser, S., Dauber, J., Birkhofer, K. et Wolters, V. (2011). Delayed colonisation of arable fields by spring breeding ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in landscapes with a high availability of hibernation sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 144(1), 235-240.
- Weibull, A.C., Bengtsson, J. et Nohlgren, E. (2000). Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography*, 23(6), 743-750.
- Weibull, A.C. et Ostman, O. (2003). Species composition in agroecosystems: the effect of landscape, habitat, and farm management. *Basic and Applied Ecology*, 4(4), 349-361.
- Weisser, W.W., Braendle, C. et Minoretti, N. (1999). Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proceedings of the Royal Society of London B266*, 1175-1181.
- Welch K.D. & Harwood J.D. (2014). Temporal dynamics of natural enemy-pest interactions in a changing environment. *Biological Control* 75, p. 18-27.
- Werling, B.P. et Gratton, C. (2008). Influence of field margins and landscape context on ground beetle diversity in Wisconsin (USA) potato fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 128, 104-108.
- Werling, B.P., Meehan, T.D., Gratton, C. et Landis, D.A. (2011a). Influence of habitat and landscape perennality on insect natural enemies in three candidate biofuel crops. *Biological Control*, 59(2), 304-312.
- Werling, B.P., Meehan, T.D., Robertson, B.A., Gratton, C. et Landis, D.A. (2011b). Biocontrol potential varies with changes in biofuel-crop plant communities and landscape perennality. *Global Change Biology Bioenergy*, 3(5), 347-359.

- Williams, I.S. et Dixon, A.F.G. (2007). Life cycles and polymorphism. Dans van Emden, H. et R. Harrington (dir.), *Aphids as crop pest* (p. 69-85). Harpenden, UK: CABI.
- Winqvist, C., Bengtsson, J., Aavik, T., Berendse, F., Clement, L.W., Eggers, S., Fischer, C., Flohre, A., Geiger, F., Liira, J., Pärt, T., Thies, C., Tschardtke, T., Weisser, W.W. et Bommarco, R. (2011). Mixed effects of organic farming and landscape complexity on farmland biodiversity and biological control potential across Europe. *Journal of Applied Ecology*, 48, 570-579.
- Wissinger, A.W. (1997). Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats : a template for biological control un annual crop systems. *Biological control*, 10, 4-15.
- With, K.A. (2004). Metapopulation dynamics: perspectives from landscape ecology. Dans Hanski, I. et O. E. Gaggiotti (dir.), *Ecology, genetics and evolution of metapopulations* (p. 23-44). Amsterdam: Elsevier Academic Press.
- Woltz, J.M., Isaacs, R. et Landis, D.L. (2012). Landscape structure and habitat management differentially influence insect natural enemies in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 152, 40-49.
- Woltz, J.M. et Landis, D.A. (2013). Coccinellid immigration to infested host patches influences suppression of *Aphis glycines* in soybean. *Biological Control*, 64(3), 330-337.
- Woodcock, B.A., Redhead, J., Vanbergen, A.J., Hulmes, L., Hulmes, S., Peyton, J., Nowakowski, M., Pywell, R.F. et Heard, M.S. (2010). Impact of habitat type and landscape structure on biomass, species richness and functional diversity of ground beetles. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 139, 181-186.
- Wratten, S.D., Bowie, M.H., Hickman, J.M., Evans, A.M., Sedcole, J.R. et Tylianakis, J.M. (2003). Field boundaries as barriers to movement of hover flies (Diptera : Syrphidae) in cultivated land. *Oecologia*, 134(4), 605-611.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C. et Frank, T. (2008). Insect pests in winter oilseed rape affected by field and landscape characteristics. *Basic and Applied Ecology*, 9(6), 682-690.
- Zaller, J.G., Moser, D., Drapela, T., Schmoger, C. et Frank, T. (2009). Parasitism of stem weevils and pollen beetles in winter oilseed rape is differentially affected by crop management and landscape characteristics. *Biocontrol*, 54(4), 505-514.
- Zhao, Z., Shi, P., Men, X., Ouyang, F. et Ge, F. (2013). Effects of crop species richness on pest-natural enemy systems based on an experimental model system using a microlandscape. *Science China. Life sciences*, 56(8), 758-766.
- Zhu, J.W. et Park, K.C. (2005). Methyl salicylate, a soybean aphid-induced plant volatile attractive to the predator *Coccinella septempunctata*. *Journal of Chemical Ecology*, 31(8), 1733-1746.